



EESTI MAAÜLIKOOL
Põllumajandus- ja keskkonnainstituut

Siim Samuel Sepp

**EESTIS KASVATATAVATE ODRASORTIDE
KOHANEMISVÕIME KLIIMAMUUTUSTEST
TULENEVATELE VEEREŽIIMI MUUTUSTELE**

ADAPTION OF ESTONIAN GROWN BARLEY VARIETIES TO
CLIMATE CHANGE INDUCED WATER REGIME CHANGES

Magistritöö
Põllumajandussaaduste tootmise ja turustamise õppekava

Juhendajad: Ülle Tamm, *DSc*

Evelin Loit, *PhD*

Tartu 2021

LÜHIKOKKUVÕTE

Eesti Maaülikool Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Magistritöö lühikokkuvõte	
Autor: Siim Samuel Sepp		Õppekava: Põllumajandussaaduste tootmine ja turustamine	
Pealkiri: Eestis kasvatatavate odrasortide kohanemisvõime kliimamuutustest tulenevatele veerežiimi muutustele			
Lehekülgi: 44	Jooniseid: 16	Tabeleid: 1	Lisasid: 1
Osakond/ Õppetool: Taimekasvatuse ja taimebioloogia õppetool ETIS-e teadusvaldkond ja CERC S-i kood: Taimekasvatus (B390) Juhendaja: Ülle Tamm, <i>DSc</i> , Evelin Loit, <i>PhD</i> Kaitsmiskoht ja –aasta: Tartu, 2021			
<p>Antud uurimustöö põhineb 2021. aastal Eesti Taimekasvatuse Instituudis läbi viidud kasvuhoonekatsetel. Katses kasvatati viit Eestis levinud suviadra sorti optimaalse-, põua- ja üleujutuse veerežiimis kuus nädalat, mõõtes nende suhtelist kasvukiirust ja projekteeritud võrse pindala fenotüüpiseerimise kaudu. Töö eesmärgiks oli uurida põua ja üleujutuse mõju odrataimede biomassile ja kasvukiirusele varastes kasvufaasides, võrreldes seejuures sortide kohanemisvõimet.</p> <p>Nii põud kui üleujutus on tugeva negatiivse mõjuga taimede biomassi moodustamisele varases vegetatiivses kasvus, vähendades projekteeritud võrse pindala katse lõpuks vastavalt 26% ja 49% ning keskmist suhtelist kasvukiirust katse kestel 6% ja 16%. Sellest ilmnos üleujutuse tugevam mõju taime kasvule võrreldes põuaga.</p> <p>Ekstreemsest veerežiimist tulenevale stressile kohastumisega seotud geneetiline variatsioon sortide vahel on küllaltki madal, seda eriti üleujutuse puhul. Kui põua variandis oli sordi mõju taimede projekteeritud võrse pindalale 9%, siis üleujutuse variandis oli see 3%. Kuigi sortide projekteeritud võrse pindala ja kasvukiirus katsevariantide vahel erines enamusel sortidest, siis stressi variantides erinesid üksteisest vaid üksikud sordid.</p> <p>Eestis viljeletavad suviadra sordid on kliimamuutustest tulenevatele ekstreemsetest veerežiimideest tingitud stressile vastuvõtlikud. Muutustega kohanemisel kujuneb tähtsaks nii aretuses kasutatavate genotüüpide stressi tolereerimise hindamine kui ka kliimamuutustele vastupidava geneetilise materjali aretusprogrammi integreerimine. See võimaldab tõsta valmisolekut ebasoodsast keskkonnast tingitud riskide maandamiseks odrakasvatases.</p>			
Märksõnad: abiootiline stress, biomass, üleujutus, põud, vegetatiivne kasv			

ABSTRACT

Estonian University of Life Sciences Kreutzwaldi 1, Tartu 51014		Abstract of Master's Thesis	
Author: Siim Samuel Sepp		Curriculum: Production and Marketing of Agricultural Products	
Title: Adaption of Estonian Grown Barley Varieties to Climate Change Induced Water Regime Changes			
Pages: 44	Figures: 16	Tables: 1	Appendixes: 1
Department/Chair: Chair of Crop Science and Plant Biology Field of research and (CERC S) code: Crop Production, B390 Supervisors: Ülle Tamm, <i>DSc</i> , Evelin Loit, <i>PhD</i> Place and date: Tartu, 2021			
<p>This thesis is based on data collected from a greenhouse trial conducted in the Estonian Crop Research Institute in 2021. Five Estonian grown spring barley varieties were grown in optimal, drought and flood treatments for six weeks to measure plants' projected leaf area and relative growth rate through phenotyping. The aim of the thesis is to examine the effect of drought and flood on barley plants' biomass and relative growth rate in early vegetative development, while comparing the stress adaptations of different varieties.</p> <p>Both drought and flooding stress have a strong negative impact on plant biomass in early vegetative growth phases, causing projected leaf area at the end of the trial to decrease 26% and 49% respectively. Meanwhile, relative growth rate throughout the trial decreased 6% in drought treatment and 16% in flood treatment. This indicates the greater impact of flooding stress on plant's growth compared to drought stress.</p> <p>Genetic variation related to adaption to extreme water conditions between varieties is rather low, especially in flooding stress conditions. In drought treatment, the effect of variety on projected leaf area was 9% and in flooding treatment 3%. Even as most varieties' projected leaf area and relative growth rate differed between treatments, difference between varieties in stress treatments was minimal.</p> <p>Estonian grown spring barley varieties are susceptible to water related stress caused by climate change. This indicates the importance of assessing water related stress tolerance in breeding and integrating climate resilient genetic material into breeding programs, to increase preparedness to hedge the risk caused by unfavorable growth-environments in barley production.</p>			
Keywords: abiotic stress, biomass, drought, flood, vegetative growth			

SISUKORD

LÜHIKOKKUVÕTE	2
ABSTRACT	3
SISSEJUHATUS	5
1. KIRJANDUSE ÜLEVAADE	8
1.1 Oder kui põllukultuur.....	8
1.2 Odra bioloogilised iseärasused	8
1.3 Odrakasvatus tänapäeval.....	9
1.4 Kliimamuutused.....	9
1.5 Stress	11
1.6 Põud ja üleujutus.....	12
1.7 Vegetatiivne kasv	13
2. MATERJAL JA METOODIKA	14
2.1 Sordid.....	14
2.2 Kasvutingimused	14
2.3 Katsevariantide iseloomustus.....	15
2.4 Fenotüüpiseerimine.....	16
2.5 Statistiline analüüs	17
3. TULEMUSED JA ARUTELU.....	18
3.1 Põua ja üleujutuse mõju taime fenotübile	18
3.1.1 Põua mõju taime kasvule.....	18
3.1.2 Üleujutuse mõju taimede kasvule	22
3.2 Sordi mõju taime stressivastusele	25
3.2.1 Sortide kasv põua variandis	25
3.2.2 Sortide kasv üleujutuse variandis	30
KOKKUVÕTE	35
KASUTATUD KIRJANDUS	37
LISAD	43
Lisa 1. Lihtlitsents	44

SISSEJUHATUS

Prognoosid ennustavad globaalse rahvastiku- ja toidutarbimise kasvu aeglustumist veel sellel sajandil (Ganivet 2020), kuid siiski tuleb tõdeda inimkonna poolt juba globaalsele ökosüsteemile tekitatud mõju püsimist ja osalist tagasipöördumatust. See tähendab omakorda kõrgendatud survet ÜRO jätkusuutliku arengu eesmärkide saavutamisele, olukorras kus haavatavad on nii inimesed kui ka keskkond. Planeedi elukõlblikkuse säilitamiseks tulevikus tuleb tasakaalustada nii majanduslik-, sotsiaalne-, kui ka keskkondlik heaolu, mille koosmõju tagab stabiilse arengu. Globaalsel põllumajandusel ja toidutoomisel on siinkohal oluline roll, võimaldades panustada otseselt eesmärkidesse nagu näljahädade elimineerimine, kliimamuutustega võitlemine ja looduskeskkonna hoidmine. Aastaks 2050. hindab FAO (2018:31) toidutarbimise 50% kasvu võrreldes 2013. aastaga. Sissetulekute kasvust põhjustatud arenguriikide rahvastiku (70% maailma rahvastikust) toitumisharjumuste muutused suurendavad samal ajal survet loodusressurssidele. IPCC (2014:11) hindab RCP kliimastsenaariumide alusel sajandi lõpuks suure tõenäosusega globaalse temperatuuri tõusuks 0,3 kuni 4,8 °C. Sellised muutused panevad globaalse toidutootmise sundolukorda, vajades suuremas mahu ja ressursinõudlikumat väljundit veelgi ebasoodsamates tingimustes. Muutused süsteemis toovad esile vajaduse jätkusuutlikuks üleminekuks kasvanud riskide ja ohtudega olukorras. Inimkonna toiduga varustatust ohustavad kliimamuutustest tulenevad sagenevad ekstreemsed ilmastikunähtused, mis võivad avaldada saagile tugevat negatiivset mõju. Globaalse teravilja saagikuse variatsioonist moodustab kliima juba käesoleval hetkel 32-39%, mis võib hakata läbi ekstreemsete ilmastikuolude sageduse ja tugevuse kasvu veelgi suuremat rolli mängima (Ray et al. 2015). Globaalselt olulisteks faktoriteks kujunevad nii kahjulike elusorganismide leviala laienemine kui ka ekstreemsete ilmastikuoludega seotud muutused temperatuuris ja sademete jaotuses. Nende mõju võimendavad degradeerunud mullad, intensiivne sisendite kasutus ja maastiku homogeensus (UCSUSA 2019). Kuigi geograafiliselt ja sotsiaalselt haavatavamad on troopilises kliimavöötmes asuvad arengumaad, ei jää negatiivsest mõjust puutumata ka parasvöötmes asuv Euroopa, kus kohati oodatakse kliimamuutustelt positiivset efekti saagikusele oodatakse (Porter *et al.* 2014). Kliimamuutuste potentsiaalselt mõju Kirde-Euroopa põllumajandusele on Lavallo *et al.* (2009) kirjeldanud kui

kasvuperioodi pikenemist ja nihkumist ajas, fenoloogiliste kasvufaaside lühenemist ja saagikuse variatsiooni suurenemist, mis tulenevad ekstreemsetest temperatuuridest, kõrgemast CO₂ tasemest, suurenenud sademete hulgast, sagenenud põudadest ja üleujutustest. Nende muutuste kontekstis on Eestis olulisima mõjuga muutused temperatuuri ja sademetes, millega omakorda kaasneb ekstreemsete ilmastikunähtuste sageduse muutus (Bio...2015:366). Vastamaks kliimamuutustest tulenevale taime kasvukeskkonna variatsioonile ruumis ja ajas on sordiaretusel oluline roll, et luua parema kohanemisvõimega sorte (Mäkinen 2018; Ray *et al.* 2015).

Oder on ajalooliselt põllumajanduses laia kasvuareaaliga kujunenud suhteliselt tolerantseks abiootilisele stressile, kuigi modernsed sordiaretus meetodid on jätnud genotüüpidele alles küllaltki kitsa genofondi, millega tänapäeval stressi tolereerida (Bertholdsson ja Kolodinska Brantestam 2009; Honsdorf *et al.* 2014). Kliimamuutustele vastupidavate sortide aretamisel on kujunenud oluliseks sordile omane kasv varastes kasvufaasides, mis on seoses saagikuse, põuataluvuse, umbrohtudega konkureerimise ja veekasutuse efektiivsusega (*Ibidem*; Bastiaans, *et al.* 2011). See võimaldab taimel luua kiirelt võimalikult suure fotosünteesilise pinna, mis hiljem süsivesikutena saagis ja selle formeerimisel ära kasutada, samal ajal varjutades konkureerivad umbrohud.

Aretusmaterjali hindamisel on oluline aretajatel osata hinnata genotüüpide vastupidavust ekstreemsetele veerežiimidele, kohanemaks tuleviku kliimastsenaariumite tarbeks paremini. Kuigi genotüüpiseerimises toimus läbimurre genoomi järjestamisega 2010. a, on fenotüüpiseerimine jäänud pudelikaelaks valdkonna arengule, limiteerides kliimamuutustest tuleneva abiootilise stressi uurimist, kus kasvutingimuste loomine ja andmete kogumine on keeruline ja kulukas protsess (Furbank ja Tester 2011; Di Gennaro *et al.* 2018). Siinkohal rakendasime kuluefektiivset fenotüüpiseerimismeetodit, et jälgida fenotüübi alusel genotüübi vastust keskkonnale, mida on hiljem võimalik suuremas mahus põhigeenide leidmiseks kasutada ja aretiste stressitaluvuse hindamisel. Taimede fenotüüpiseerimine ekstreemsetes veerežiimides võimaldab hinnata genotüüpe läbi varajaste kasvufaaside biomassi kujunemise kiiruse arvestamise. Selleks kasutasime antud katses projekteeritud võrse pindala (*projected leaf area*) ja suhtelist kasvukiirust (*relative growth rate*).

Uurimistöö eesmärgiks oli kirjeldada ja hinnata turul olevate odrasortide reaktsiooni ekstreemsest veerežiimist tulenevale abiootilisele stressile varajastes kasvufaasides. Sortide hindamiseks indutseeriti taimedele põua ja üleujutuse tingimused ning seejärel mõõdeti taimede füsioloogiliste ja morfoloogiliste parameetrite muutumine ajas läbi fenotüpiseerimise.

Töö eesmärkideks oli

- Uurida põua ja üleujutuse mõju odrataimede biomassile ja suhtelisele kasvukiirusele varastes kasvufaasides
- Võrrelda sortide kohanemisvõimet ekstreemsest veerežiimist tulenevale stressile

Antud magistritöö põhineb 2021. a läbiviidud kasvuhoonekatsel Eesti Taimekasvatuse Instituudis Jõgeval.

1. KIRJANDUSE ÜLEVAADE

1.1 Oder kui põllukultuur

Hariliku odra (*Hordeum vulgare* L.) metsiku eellase (*Hordeum spontaneum* Koch.) päritolu „Viljaka poolkuu” alast, Kirde-Aafrika ja Lääne-Aasia serval, osutavad kultuurtaimena kodustamisele u 8000 a ekr (Badr *et al.* 2000). Läänemere piirkonna vanimad leiud odra viljelemisest Eestis kuuluvad kesk-neoliitikumi 5800-5300 ekr (Kriiska 2003). See osutab antud põllukultuuri viljelemise pikaajalisele traditsioonile ja taime kohastumisele regioonis. Olles alustanud inimeste toidulaualt on kultuur jõudnud tänasel päeval kohaneda inimkonna tööstuslike vajadustega.

1.2 Odra bioloogilised iseärasused

Harilik oder on kõrreliste sugukonda kuuluv isetolmnev teravili. Hariliku odra genoom (5000 Mbp) on diploidne, koosnedes 7 kromosoomi paarist, mis sekveneeriti esimest korda 2012. aastal (Craig ja Moncada 2012), samas metsikute eellaste genoomid võivad esineda ka 7, 14 ja 21 kromosoomipaarina (Bar...1993:8). Tänapäeval viljeletavad odrasordid jagunevad vernalisatsiooniperioodi järgi suvi- ja taliodraks, pähiku õite fertiilsuselt 2- ja 6 realiseks, ja kohati geenimutatsiooni esinemise alusel ka oheteta sortideks. Odrakasvatus on omane jahedale hooajale, olles tänu vähesele veekasutusele ja kiirele arengule üks tolerantsemaid teravilju ka põuale ja kõrgetele temperatuuridele, kuid samas haavatavam liigniiskusele ja happelisele kasvukeskkonnale (Steduto *et al.* 2012:134; Cossani *et al.* 2009). Sõltumata võimekusest ekstreemsetes tingimustes kasvada, on odrale siiski optimaalseimaks keskkonnaks hästi kuivendatud liivsavimullad koos suhteliselt madalate temperatuuridega ja keskpärase aastase sademete hulgaga (500-1000 mm) (Bar...1993:4). Odra toiteväärtus 100 g kohta on: energia 106 kcal, proteiin 1,77 g, rasvad 0 g, süsivesikud 23,89 g, kiudained 0,9 g, suhkrud 1,77 g, Ca 0 mg, Fe 0 mg, K 292 mg (USDA).

1.3 Odrakasvatus tänapäeval

Oder on maailmas küllaltki levinud teravili, olles kasvupinnalt maailmas neljandal kohal nisu, maisi ja riisi järel (Steduto *et al.* 2012:134). Tänapäeval on odra kasvatamine levinud enamjaolt parasvöötmelises kliimas, kus on selleks sobilikud kasvutingimused ja teiste teraviljade kasvatamine on ebaefektiivsem. Samas on oder võimeline kasvama suurimas laiuskraadide ja kõrguste vahemikes, kui ükski teine põllukultuur (Bar...1993:4). Odrakasvatus on tänapäeval tugevalt kontsentreerunud Euroopasse sh just Euroopa Liitu (EL), kus viimases toodeti 2019. aastal 57% maailma kogutoodangust, 168 mln tonnist (FAOSTAT). EL sisesest toodangust katavad 40% Saksamaa ja Prantsusmaa. Kuigi oder on 123,4 tuhat ha pindalalt Eestis nisu järel teisel kohal, moodustab see vaid 0,8% EL toodangumahust. 2019. aastal oli kultuuri saagikus 4,2 t/ha ja kogutoodanguga 523 138 tonni. Kultuuri viljelemise populaarsust kinnitab aga toodang elaniku kohta, milles on Eesti EL-s Taani järel teisel kohal, 393 kg/elaniku kohta. Kuigi oder on ajalooliselt olnud oluline toiduaine, on tänapäeval hetkel tootmine suunatud enamasti alkoholi- ja söödatööstuse tarbeks (Steduto *et al.* 2012:134). Kui Eestis kasutas õlletööstus 2018. a 29% kogu odratoodangust, siis EL-s on see näitaja 71%, mis näitab loomakasvatuse sektori tähtsust võrreldes alkoholitööstusega Eestis. Eestis kasvatatakse valdavalt suviotra (86%), mis võrreldes taliodraga on madalama saagikusega, kuid kõrgema kvaliteediga. Valdav enamus Eestis kasvatatavaid sorte on 2-realist.

1.4 Kliimamuutused

Kliima on kujundanud maailma põllumajanduse käekäiku alates selle algusest, olles seejuures olnud pidevas muutuses. Alates tööstusrevolutsioonist on suurenenud inimkonna mõju kliimale, pärinedes eelkõige tööstuse, transpordi ja põllumajanduse poolt atmosfääri paisatud kasvuhoonegaasidest (Stern ja Kaufmann 2014). Kliima muutused mõjutavad kriitiliselt toidusüsteemi, milles haavatavamad on niigi juba üle rahvastatud arengumaad (Ravindranath ja Sathaye 2002). Selliste kiireloomuliste muutustega kaasnevad tugevad häired nii globaalse kui kohaliku tasandi toidusüsteemides (Porter *et al.* 2014; Ray *et al.* 2019), mis on

potentsiaalseks ohuks lisaks ka poliitilisele stabiilsusele, tuues kaasa võimalike humanitaar- ja rändekriise. Siinkohal on põllumajandus kliimamuutuste vaatenurgast nii põhjus kui tagajärg, mis avaldub kasvuhoonegaaside atmosfääri paiskamisega, samal ajal kui kliimamuutustest tulenevad ekstreemsed ilmastikuolud saaki destabiliseerivad (Agovino *et al.* 2019).

Kliimamuutuste mõju avaldumine globaalsele põllumajandusele leiab aset juba hetkeolukorras, kus oluliseks kujuneb mõju ebaühtlane jaotus ajas ja ruumis. Eelkõige avaldub kliimamuutuste mõju põllumajandusele lähiperspektiivis läbi globaalse temperatuuri tõusu ja CO₂ kontsentratsiooni tõusu (Joshi *et al.* 2011), mis omakorda kutsuvad esile vaheldumist lokaalsete sademete ja temperatuuride jaotuse mustris (Gourdji *et al.* 2013; Liu ja Allan 2013). Mõlema puhul on trendina prognoositud ekstreemsuste sagenemist ja intensiivsuse kasvu (Trnka *et al.* 2014), millega kaasneb taime homöostaasi tasakaalu häirimine. Globaalse hüdroloogilise tsükli ehk suure veeringe intensiivistumisest tulenevad sademete jaotumise muutused toovad endaga kaasa kõrgematel laiuskraadidel sademete hulga ja variatsiooni kasvu, mis väljendub otseselt üleujutuse- ja põua riskide suurenemisena (Clim...:5). Sellisel juhul sõltub konkreetne mõju suuresti ka kohalikust muldkattest ja sademete jaotusest kasvuperioodil. Temperatuuride muutumine ajas ja ruumis toob Põhja-Euroopasse kasvuperioodi pikenemise ja kõrgete temperatuuride tõttu taime arengu kiirenemise (Lavallo *et al.* 2009). Suurimateks riskideks Eesti põllumajandusele on keskmise temperatuuri tõus ja temperatuuri variatsiooni muutumine, sademete režiimi ja ekstreemsete ilmastikunähtuste sageduse muutumine ning atmosfääri saaste kasv (Bio...2015:366). Piisavalt pikk ja tugev abiootiline stress kahjustab taime organeid ja kudesid, vähendab fotosünteesi aktiivsust ja efektiivsust koos selleks vajaliku lehepinnaga (Mäkinen 2018), mõjudes negatiivselt saagi moodustamisele. Hatfield *et al.* (2011) hinnangul toovad sellisel viisil inhibeeritud taime kasv ja häiritud areng läbi 21. sajandi kaasa kuni 10% suuruse saagikuse kao. Eelmainitud ohtude tasakaalustamiseks ja maailma jätkusuutlikuks toiduga varustamiseks on vajalik kasutada taimesorte, mis suudavad pakkuda stabiilse saagi ka võimalike ekstreemsete ilmastikuolude esinemisel (Mäkinen 2018; Trnka *et al.* 2014).

1.5 Stress

Elu jooksul on taim avatud mitmetele biootilistele ja abiootilistele stressidele. Igasugune keskkonnafaktori hälve optimaalse taseme suhtes ei kujuta endast veel stressi, kuna ei pruugi esineda häirivat mõju tavapärasele metaboolsete protsesside tasakaalule. Lichtenthaler (1996) on stressi defineerinud kui igasuguse ebasoodsa olukorra või ainena, mis mõjutab või blokeerib taime metabolismi, kasvu või arengut. Stressorid jaotatakse üldiselt allika alusel abiootilisteks ja biootilisteks stressoriteks. Kui biootiliste stressi põhjustajateks on elusorganismid (mikroorganismid, putukad, herbivoorid jm), kujunevad abiootilise stressi algallikaks kasvukeskkonna faktorid (vesi, temperatuur, kiirgus, toitained jm), mis looduses tihti omavahel kombineeruvad. Abiootilise stressi enamlevinud vormideks on põud, üleujutus, kuumalaine, toitainete puudus ja soolsus. Kliimamuutustest tulenev abiootiline stress mõjutab saagi formeerimist otseselt, biootilise stressi mõju avaldub aga kaudselt kahjulike organismide leviala laienemise või koosmõju võimendamise läbi (Lavalle *et al.* 2009). Seejuures on abiootiline stress vastutav üldlevinud teraviljadel rohkem kui 50% globaalse saagikao eest (Pandey *et al.* 2017).

Kahju vältimiseks on organism kohustatud stressitekitajate tegevusele reageerima, mis tuleneb genotüübi valmisolekust. Taime vastus stressile jaotatakse olenevalt strateegilistest mehhanismidest: põgenemiseks, vältimiseks ja tolereerimiseks (Maiti ja Satya 2014). Stressi eest põgenemine esineb läbi metaboolsete protsesside kasvu ja/või arengu kiirendamise, eesmärgiga reprodutseerida enne stressi ägenemist. Põgenemisstrateegiat iseloomustavad näiteks põuast tulenev arengu kiirenemine, mis võimaldab taime elutsükli läbimise enne sademetevaest hooaega (Kooyers 2015). Kui põgenemise puhul panustab taim vaid kiirele reprodutsioonile, siis vältimise ja tolereerimine puhul on tegemist stressiga koos eksisteerimisele panustamisega. Stressi vältimine keskendub võimekuse saavutamisele minimaliseerida stressori tekitatud kahjulik mõju ja stressi tolereerimist käsitletakse võimekusena stressori tekitatud ebasoodsas keskkonnas ellu jääda ning reprodutseerida (Puijalon *et al.* 2011). Olulise ressursi puudumisel tekkinud stressis toimub stressi vältimiseks füsioloogiliste protsesside reguleerimine, eesmärgiga tagada parem ligipääs ressursile ja tõsta selle kasutamise efektiivsust. Stressi tolereerimise puhul on omakorda oluline otseste kaitsemehhanismide olemasolu, et vähendada stressist tulenevat kahjulikku mõju taime kasvule

ja arengule. Olenevalt stressi tugevusest ja kestusest kujutab see aga endast taimele kulu (Taiz ja Zeiger 2002:614), mis kompenseeritakse saagikuse ja biomassi arvelt.

Ilmnenud stress tuvastatakse taimel poolt ja edastatakse signaal käivitamiseks vajalike proteiinide ja ühendite tootmine. Taimepoolse vastuse kujunemisel on eesmärgiks saavutada homöostaas muutunud keskkonnas, mida nimetatakse aklimatsiooniks (Mittler 2006). Igasugune stressiseisund vajab unikaalset vastust aklimatsiooniks, tulenevalt taimel vajadustest ja stresside potentsiaalsest koosmõjust. Stressiga kohanemisel on oluline roll nii morfoloogilistel, füsioloogilistel, biokeemilistel kui ka molekulaarsetel mehhanismidel, mis võimalikult kiire ja kuluefektiivse kohanemise tagavad.

1.6 Põud ja üleujutus

Oluliseks abiootilise stressi allikaks on Eestis kliimamuutuste kontekstis kujunemas ekstreemsete ilmastikunähtuste mõju põllumuldade veerežiimile, mis esineb nii varakevadise põuana kui üleujutusena, kujutades ohtu saagi moodustamisele (Bio...2015:134,354). Suviõhust saagikust Eesti aladel limiteerivad liigne ja puudulik veehulk tugevalt juba käesoleval hetkel (Olesen et al. 2011). Põua mõju taimakasvatustes avaldub läbi taimel mullaveele kättesaadavuse piiramise. Vesi on taimel vajalik olulistel protsessidel nagu fotosüntees, toitainete transport, gaasivahetus, turgori tagamine ja rakkude kasv, mis põua ilmnedes metabolismi ja kasvu pidurdavad. Taimel kaitsemehhanismid põua vastu jaotatakse dehüdratatsiooni edasi lükkamiseks ja ka dehüdratatsiooni tolereerimiseks (kõrbetaimed) (Taiz & Zeiger 2002:592). Dehüdratatsiooni edasilükkumine kujuneb läbi mitmete kaitsemehhanismide nagu rakkude- ja lehepindala kasvu aeglustumine, juurestiku kasvu kiirenemine, õhulõhede sulgumine, fotosüntees aeglustumine, rakkude osmootiline kohastumine, vahakihi moodustumine ja muutused energia hajumises lehtedelt, eesmärgiga vähendada veekadusid ja suurendada vee omastamist (Taiz & Zeiger 2002:592-598).

Üleujutus on üks tugevamaid abiootilisi stresside, mis piirab taimel juurte ligipääsu respiratsiooniks vajalikule mullaõhule ja soodustab taimedele toksilisi ühendeid tootvate anaeroobsete mikroorganismide elutegevust (Yordanova et al. 2004). Globaalselt on ainuüksi 1980-2013 vahel tekitanud üleujutused majanduslikku kahju triljoni USD väärtuses (Winsemius

et al. 2016). Mullaõhus leiduv hapnik on kriitiline ressurss juurte metabolismiks vajaliku energia tootmisel läbi respiratsiooni. Vähenenud hapnikuvarustus juurtel pärsib energiapuuduse tõttu toitainete omastamist ja transporti, mis limiteerib ionide puudusena ja juurte veeläbilaskvuse vähenemisena taime maapealse osa füsioloogilisi protsesse (Taiz ja Zeiger 2002:616). Üleujutustest tekkinud kahjustuste mõju võib kujuneda seejuures taime edasisele kasvule ja saagipotentsiaalile määravaks (Normile 2008; Perata *et al.* 2011) tulenedes otseselt süsiniku assimilatsiooni ja fotosünteesi allasurumisest (Yordanova ja Popova 2001). Juurte funktsionaalsuse säilitamiseks on kohanemisvõimelised taimed valmis spetsiaalsete anaeroobse stressi proteiinide sünteesi abil etanooli fermentatsiooni läbi energiat tootma (Drew 1997; Cli...2014;767). Selline kohastumus on kasulik vaid üleujutuse puhul, mis sisaldab vaid mulla veega küllastumist, jättes taime maapealsele osale ligipääsu õhule.

1.7 Vegetatiivne kasv

Noore taime lehepinna kiire areng on oluline tunnus varasel ressursside omastamisel, olles positiivses seoses vee ja toitainete kasutamise efektiivsusega (van Oosterom ja Acevedo 1992; Pang *et al.* 2013; Ryan *et al.* 2015). Taime varajane elujõud defineeritakse kui kasvuperioodi varases osas toimuv lehepinna moodustumine (Zhao *et al.* 2019), tuues kaasa omastatud toitainete ja vee hulga kasvuga suurema lehepinna. Suurem fotosünteesiv lehepind omakorda võimaldab taimel rohkem assimilaate terasaaki panustada. Stressist põhjustatud kasvu- ja fotosünteesi aktiivsuse aeglustumine on areneval taimel suure mõjuga võimalikult kiiresti fotosünteesilise pinna maksimeerimisele, mis hiljem saagipotentsiaali moodustab (Hafid *et al.* 1998; Lu ja Neumann 1998). Seda kinnitab ka Křen *et al.* (2014) poolt kirjeldatud usutav tugev korrelatsioon saagikuse ja taime biomassi vahel, eriti just vegetatiivsel kasvu perioodil. Selle põhjal võib eeldada varajase elujõu tunnuse otsest seost saagikuse, põua- ja üleujutuse tolereerimisega (Honsdorf *et al.* 2014). See tõstab esile varajase fotosünteesiva pinna kujunemise olulisuse, mis stressiga limiteeritult saagikao põhjustab.

2. MATERJAL JA METOODIKA

2.1 Sordid

Odrasortide erinevate veerežiimidega kasvatamise kuue nädalane katse viidi läbi ajavahemikul 04. jaanuar – 16. veebruar 2021. a kontrollitud tingimustega kasvuhoones Eesti Taimekasvatuse Instituudis (ETKI), Jõgeval, Eestis (58.759097° N, 26.406711° E). Katsesse valiti 5 erinevat päritolu Eestis kasvatatavat suviadra sorti: 'Maali' (ETKI), 'Tuuli' (ETKI), 'Katniss' (Nordic Seed A/S), 'Feedway' (Nordic Seed A/S) ja 'Bente' (Nordsaat Saatucht GmbH). Eksperiment korraldati 5 replikaadiga normaalse-, põua- ja üleujutuse veerežiimil.

2.2 Kasvutingimused

Üksikud taimed kasvatati 2 liitrites plastikpottides 1,7 kg kasvusubstraadiga. Kasvusubstraadina kasutati mulla, turba ja liiva segu mahuvahekorras vastavalt (3:2:1). Eksperimendi disaini kohaselt paiknesid taimed katse vältel variandi sees randomiseeritud paigutusega ja variandid asetsesid üksteise kõrval (tabel 1).

Tabel 1. Taimede randomiseeritud paiknemine katsevariantides sortidena.

Variant 1. Kontroll	Tuuli	Feedway	Bente	Bente	Maali
	Bente	Feedway	Katniss	Maali	Bente
	Maali	Tuuli	Feedway	Tuuli	Bente
	Feedway	Maali	Tuuli	Katniss	Feedway
	Katniss	Tuuli	Katniss	Maali	Katniss
Variant 2. Põud	Katniss	Bente	Maali	Maali	Maali
	Bente	Bente	Bente	Tuuli	Feedway
	Maali	Katniss	Tuuli	Feedway	Tuuli
	Feedway	Tuuli	Feedway	Tuuli	Katniss
	Feedway	Bente	Katniss	Maali	Katniss
Variant 3. Üleujutus	Tuuli	Maali	Feedway	Katniss	Bente
	Bente	Katniss	Feedway	Feedway	Maali
	Bente	Feedway	Bente	Feedway	Katniss
	Katniss	Maali	Tuuli	Maali	Tuuli
	Tuuli	Maali	Bente	Katniss	Tuuli

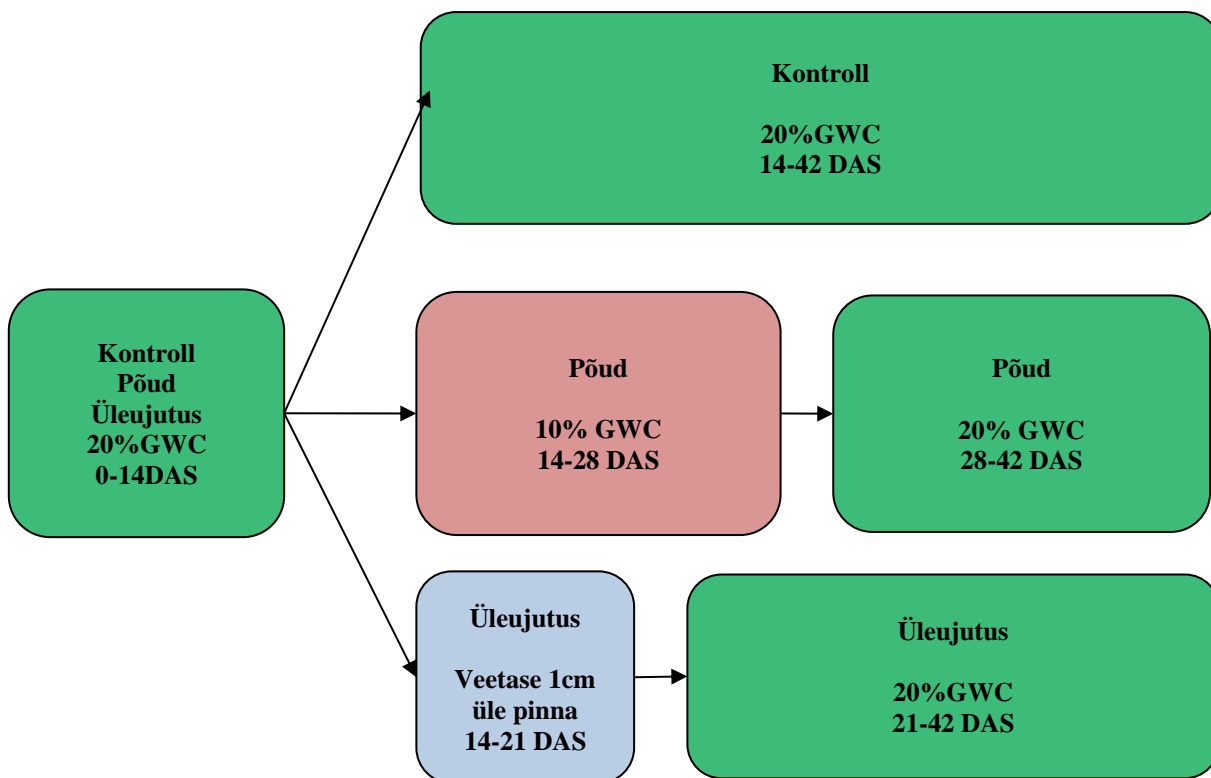
Pottidesse külvati 3 seemet kaheks nädalaks, mis harvendati pärast tärkamist, jättes alles ühe taime poti kohta. Kasvutingimused taimekasvuks olid ühtlane taime kasvuks sobilike LED-lampidega tagatud 16h:8h valgusrežiim ja temperatuur vahemikus 15-25°C kraadi.

2.3 Katsevariantide iseloomustus

Taimed jaotati katses 3 erineva veerežiimi variandi vahel võrdselt, kus igas variandis oli ühe sordi kohta 5 kordust. Esile kutsutud stressi põhjustav veerežiim kestis põuavariandil 14 päeva ja üleujutuse variandil 7 päeva (joonis 1). Kontroll variandi veerežiimi hoiti ülepäeviti kastmise abil kasvusubstraadi gravimeetriline veesisaldus (GWC) 20% juures kogu katse kestel.

Põua variandis kasvasid taimed sarnaselt kontroll veerežiimiga esimesed 14 päeva pärast külvi (DAS) 20% GWC juures. Alates 14 DAS kuni 28 DAS langetati kastmise vähendamise läbi GWC 10%-ni ja hoiti seda edaspidise vähenenud kastmise abil. Alates 28 DAS kuni 42 DAS taastati põuavariandi taimedele kontroll veerežiim 20% GWC.

Üleujutuse variandis kasvasid taimed kuni 14 DAS samuti 20% GWC juures, millele järgnes üleujutusperiood. Selle jooksul tõsteti taimede veetase kasti 1 cm üle pinnataseme 7 päevaks kuni 21 DAS. Peale seda taimede veerežiim toodi tagasi 20% GWC juurde kuni katse lõpuni 42DAS.



Joonis 1. Katsevariantide veerežiimid ja nende kestvus. GWC tähistab gravimeetrilist veesisaldust ja DAS päeva pärast külvi. Roheline värvus joonisel tähistab kontroll, punane põua veerežiimi ja sinine üleujutuse veerežiimi.

2.4 Fenotüpiseerimine

Taimede pildistamine fenotüpiseerimiseks algas vahetult enne veerežiimi stressi esile kutsumist. Andmete kogumine toimus 5 korral 7 päevaste intervallidega alates 14 DAS kuni 42 DAS, peale seda koguti destruktiivselt taime biomass kuivainena. Piltide kogumiseks kasutati Lamax x7.1 Naos kaamerat (LAMAX Electronics, a.s, Praha, Tšehhi). Iganädalaselt jäädvustati 3 RGB pilti (pix) igast odra taimest (eest, kõrvalt (90°) ja pealtvaates). Pildistamiseks asetati taimed fotoboksi, kus kasutati valgustamiseks boksi ülaossa installeeritud kahte 30W LED-prožektorit värvitemperatuuriga 6000K. Kaamera asukoht määrati statiivil 60 cm potist, kasutades punast 2x2 cm² markerit kalibreerimiseks. Kogutud pildid töödeldi programmis Easy Leaf Area, kus eraldati taime rohelised pikslid taustast ja summeeriti need 3 pildi peale kokku, esitamaks kujutatud võrse pindala.

Antud töö tulemuste esitamisel kasutatakse mõõdetud võrse projekteeritud pindala ajas, mis võimaldab kujutada kasvukõverat ja arvutada suhtelist kasvukiirust (RGR_{PA}) valemiga

$$RGR_{PA} = \frac{\ln\left(\frac{PA_2}{PA_1}\right)}{t_2 - t_1},$$

kus PA on projekteeritud võrse pindala (pix) ajahetkel t (Armoniené *et al.* 2018).

2.5 Statistiline analüüs

Valimi kirjeldamiseks leiti projekteeritud võrse pindala (PA) ja suhtelise kasvukiiruse (RGR) keskmine ja standardhälve kõikide näitajate kohta. Nende vahelise usutava erinevuse määramiseks kasutati TukeyHSD testi, faktorite mõju hindamiseks ühe- ja kahefaktoriaalset dispersioonianalüüsi (ANOVA) ja korrelatsiooni mõõtmiseks Pearsoni korrelatsiooni koefitsienti. Andmeanalüüsiks kasutati statistikatarkvara R (R Core Team 2020) ja Microsoft Excel.

3. TULEMUSED JA ARUTELU

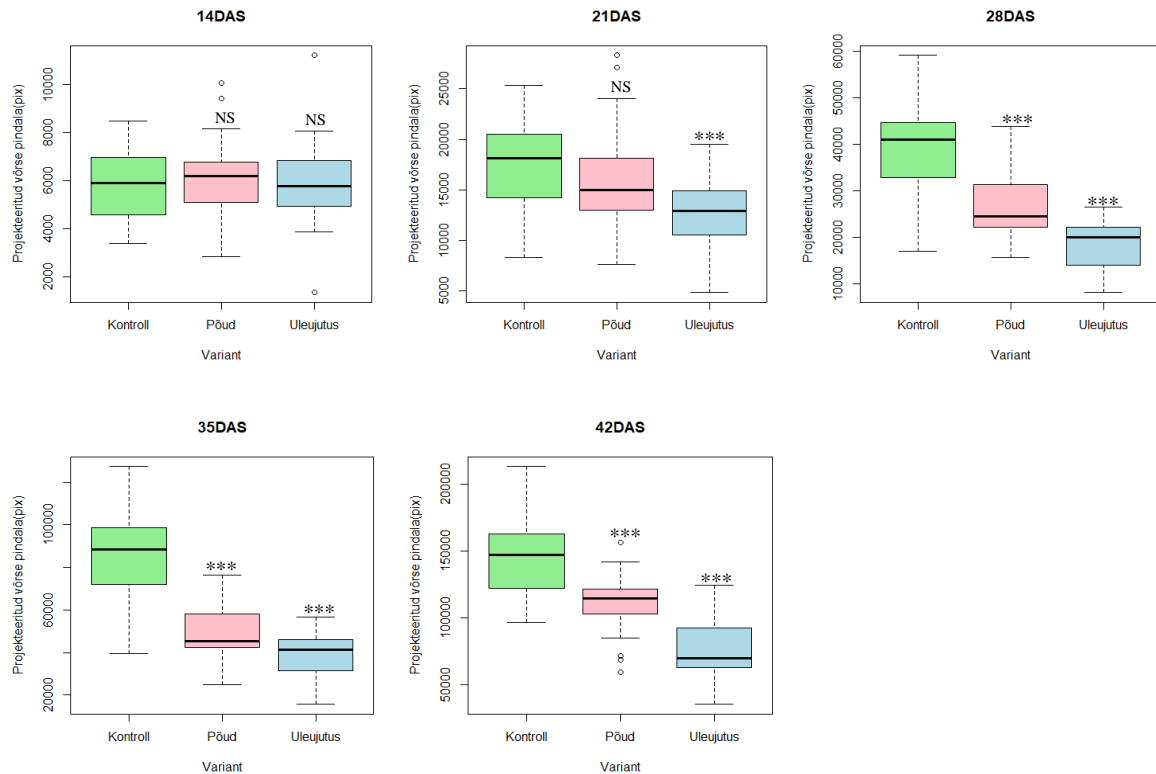
3.1 Põua ja üleujutuse mõju taime fenotüübile

3.1.1 Põua mõju taime kasvule

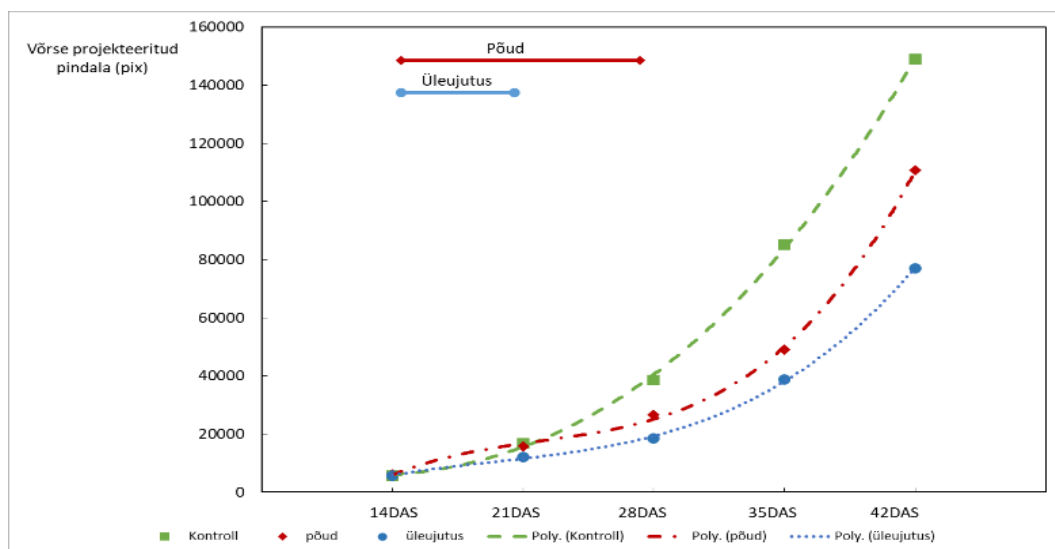
Ekstreemsest veerežiimist tulenev stress mõjutab taime füsioloogilisi protsesse, avaldudes läbi nende limiteerimise taime fenotüübile. Piiratud ligipääs ressurssidele aeglustab taime kasvu, mõjutades vähenenud fotosünteesiva pinna kaudu ka saagi moodustumist. Üheks olulisemaks ressursiks taimele on juurte kaudu omastatav vesi ja nende respiratsiooniks vajalik hapnik.

Limiteerides ligipääsu veele põua variandis oli stressi usutav mõju ($p < 0,001$) projekteeritud võrse pindalale märgatav kaks nädalat stressi algusest (28 DAS), kestes kuni katse lõpuni (42 DAS) (joonis 2). Kui esimesel stressi nädalal (21 DAS) oli vahe kontroll variandiga vaid 7%, siis teiseks (28 DAS) ja kolmandaks (35 DAS) nädalaks oli vahe suurenenud vastavalt 31% ja 42%-ni (joonis 3). Katse lõpuks (42 DAS) oli stress kujundanud põua variandis aga 26% väiksema projekteeritud võrse pindala võrreldes kontroll variandiga.

See näitab selgelt stressist tingitud kasvu aeglustumist ja stressi lõppedes sellele järgnevat taastumist. Samuti osutades otseselt taime võimele kompenseerida stressist tingitud kasvus mahajäämist kiirenenud kasvuga, vähendades vahet kontroll variandiga. Põuast tingitud biomassi vähenemist noortel odrataimedel märgivad mitmed autorid (Anjum *et al.* 2003.; Honsdorf *et al.* 2014; Wehner *et al.* 2015) põhjendades nähtust veepuudusest tingitud taime rakkude ja lehtede laienemise aeglustumisega. Edaspidistes katsetes on taime stressile kohanemis-mehhanismidest täpsema ülevaate saamiseks võimalik integreerida katsesse sisse vastavate tunnuste- või koe/raku tasandil geeni ekspressiooni mõõtmine, sh ka erinevatel väetusfoonidel. See võimaldab täpsemalt kaardistada stressist indutseeritud füsioloogilised protsessid ruumis, ajas ja genotüüpides, võimaldades genotüüpidest leitud kasulikud geenid aretusprogrammi integreerida.



Joonis 2. Katsevariantide projekteeritud võrsepindala (pix) katse kestel. DAS lühend osutab taime vanusele päeva pärast külvi. Usutavus on märgitud järgnevalt $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) ja $p < 0,001$ (***) ; NS tähistab usutava erinevuse puudumist.



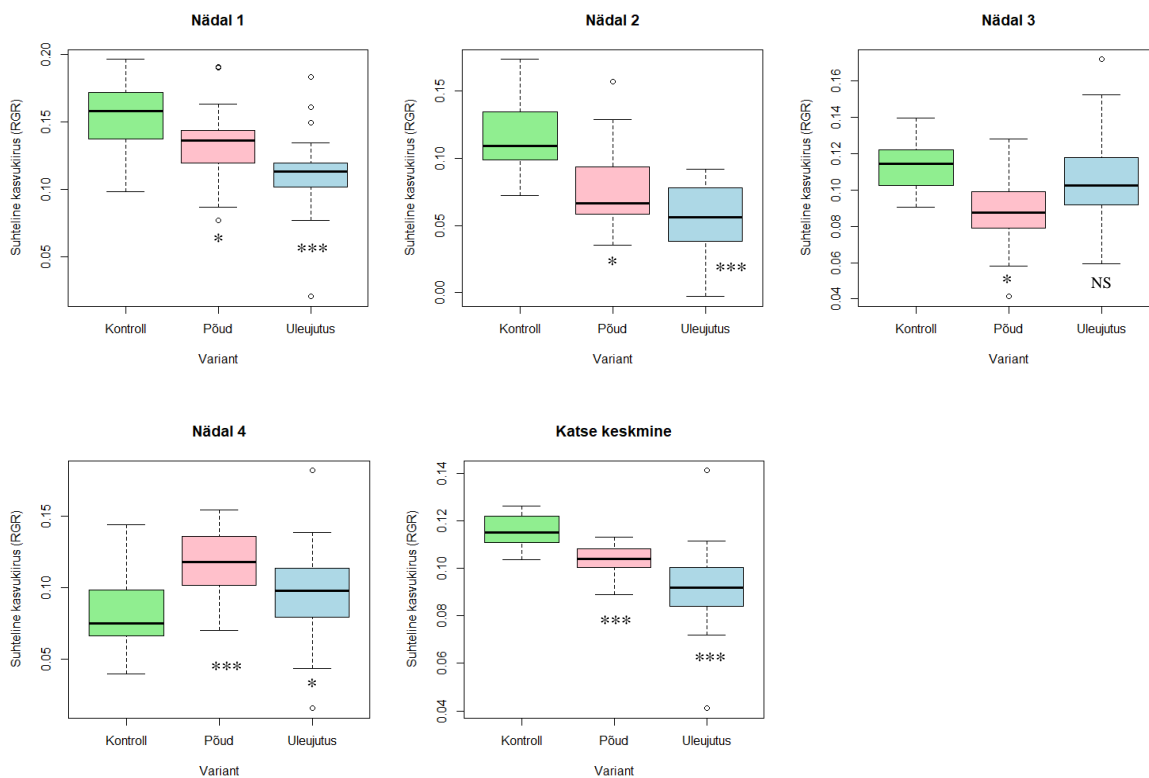
Joonis 3. Katsevariantide projekteeritud võrse pindala (pix) muutused ajas 14-42 DAS. DAS lühend osutab taime vanusele päevades pärast külvi.

Stressi mõju kinnitab ka variantide suhteline kasvukiirus eri aegadel. Põua variandis oli suhteline kasvukiirus (RGR) usutavalt madalam ($p < 0,05$) kontroll variandist esimesed kolm nädalat alates stressi algusest (14-35 DAS) keskmiselt 24% (14-33%), neljandal nädalal pärast stressi avaldumist (35-42 DAS) ületas aga põua variandi kasvukiirus tavarežiimi oma 48% ($p < 0,001$) (joonis 4; 5). Katse kestel keskmisena oli põua variandi suhteline kasvukiirus 6% madalam kontroll variandist ($p < 0,001$). Põua variandi puhul oli stressi mõju suhtelisele kasvukiirusele võrreldes kontroll variandiga kogu katse keskmisena usutav. Kahefaktoriaalsest dispersioonanalüüsist selgub, et põua stress mõjutas kasvuperioodi jooksul suhtelist kasvukiirust 16%, aeg 52% ja nende koosmõju 32% ($p < 0,001$).

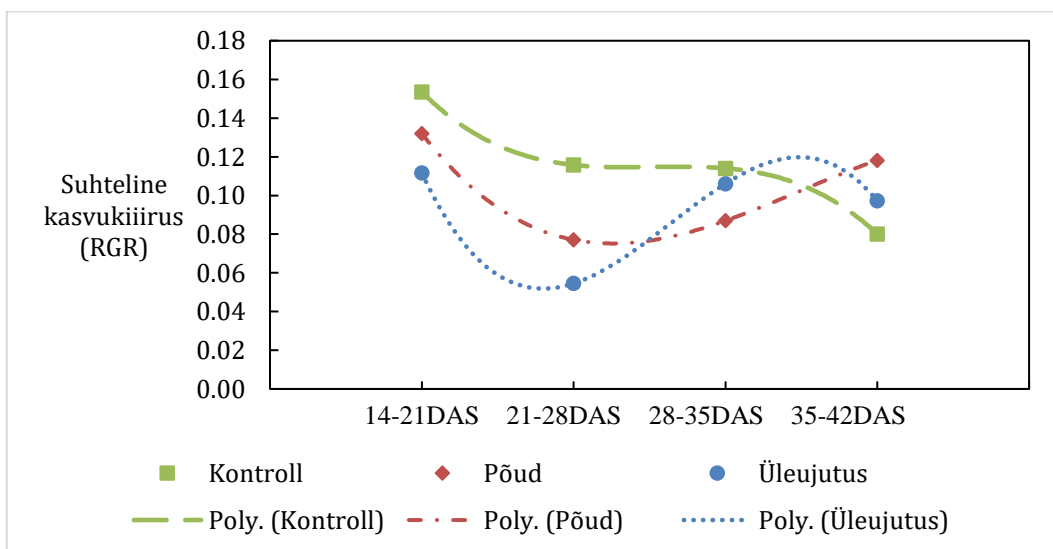
Siinkohal osutab suhtelise kasvukiiruse taastumine ja tõus teisel nädalal pärast stressi lõppu taime kasvukõvera kohatisele elastsusele, võimaldades stressist tingitud puudujääki kasvus mingil määral kompenseerida, mida kinnitab ka vahede vähenemine projekteeritud võrse pindalas. Kasvu kiiruse aeglustumine tuleneb eeldatavasti stressi mõjust just nooremate lehtede kasvukiirusele, mis enim mõjutatud saavad (Thameur *et al.* 2012). Taime kasvu taastumise otseseks põhjuseks võib pidada optimaalse veerežiimi taastamist. Seda kinnitavad ka Xu *et al.* (2010), kes osutavad seejuures taime kasvu kompenseerimise võimekuse tähtsaimaks teguriks stressi intensiivsuse ja kestuse.

Kui põua mõju taimede suhtelisele kasvukiirusele oli usutavalt erinev juba esimesel stressi nädalal, siis põua usutav mõju projekteeritud võrse pindalale avaldus alles teisel stressi nädalal. Selle põhjuseks võib pidada stressi eelset optimaalset veerežiimi, mis projekteeritud võrse pindala muutused ajas võrreldes suhtelise kasvukiirusega stabiilsemana hoiab.

Nii RCP 4,5 kui RCP 8,5 ennustavad just kevadiste põuaperioodide sagenemisest, ohustades nii kevadise kui talvise sademete vähenemise läbi just suviviljade tärkamist ja varast kasvu (Bio...2015:369). Sellisel juhul langebki potentsiaalne veepuudus taimedel tolmlamise eelsesel perioodil, kus veekättesaadavus on kriitilise tähtsusega fotosünteesiva biomassi moodustamiseks. Põua tõttu vähenenud biomass limiteerib sellega otseselt taimede saagikust, mida Rajala *et al.* (2011) katses hilisemad suuremad sademed kompenseerida ei võimaldanud.



Joonis 4. Katsevariantide suhteline kasvukiirus (RGR) katse kestel. DAS lühend osutab taime vanusele päevades pärast külvi. Usutavus on märgitud järgnevalt $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**) ja $p < 0,001$ (***) NS tähistab usutava erinevuse puudumist.



Joonis 5. Katsevariantide suhteline kasvukiirus muutused ajas. DAS lühend osutab taime vanusele päeva pärast külvi.

3.1.2 Üleujutuse mõju taimede kasvule

Limiteerides taime juurte ligipääsu hapnikule üleujutusega, ilmnes stressi usutav mõju taimede projekteeritud võrse pindalale. Usutav mõju ($p < 0,001$) kestis esimesest stressi nädalast (21 DAS) kuni katse lõpuni (42 DAS) (joonis 2). Juba esimesel nädalal stressi algusest (21 DAS) oli üleujutuse variant 28% madalam kontroll variandist, kasvades ka stressijärgsetel nädalatel vastavalt 52%-ni (28 DAS) ja 55%-ni (35 DAS) (joonis 3). Katse lõpuks oli stress kujundanud üleujutuse variandis 49% väiksema projekteeritud võrse pindala võrreldes kontroll variandiga. See omakorda osutab taimede võimekusele kasvus mahajäämist kompenseerida alates kolmandast nädalast peale stressi, kuigi seda siiski vähesel määral. Üleujutusest tingitud stressi negatiivset mõju taime biomassi moodustamisele on täheldanud ka Yordanova ja Popova (2001), kus 120 h üleujutust vähendas noorte odrataimede biomassi 11%. Siinkohal võib selles katses esineva tugevama mõju põhjuseks eeldada stressi pikemat kestust ja sortide geneetilist tausta. Mõju avaldumise otseseks mehhanismiks peavad autorid üleujutatud taimeosade inhibeeritud respiratsiooni, mis taime kasvuks vajaliku metabolismi läbi juurtest sõltuva vee ja toitainete transporti limiteerides takistavad.

Samuti vähenes ka üleujutuse variandi suhteline kasvukiirus võrreldes kontroll variandiga, olles usutavalt ($p < 0,001$) madalam esimesed kaks nädalat stressi algusest (14-28 DAS), vastavalt 27% ja 53% (joonis 4; 5). Suhteline kasvukiirus võrdsustus kolmandal nädalal ja ületas neljandaks nädalaks kontroll varianti 21% ($p < 0,05$). Katse keskmisena oli üleujutuse variandi suhteline kasvukiirus 16% madalam kontroll variandist ($p < 0,001$). Kasvukiiruse tõus katse hilisemas faasis osutab siinkohal taas taime kasvukõvera elastsusele, kompenseerides stressist tingitud mahajäämise kasvus osaliselt, tänu optimaalse veerežiimi taastamisele. Üleujutuse puhul oli variandi usutav mõju 28%, aja mõju 22% ja koosmõju 49% ($p < 0,001$). Antud juhul ilmnes esmane stressi mõju projekteeritud võrsepindalale ja suhtelisele kasvukiirusele intensiivselt ja üheaegselt, olles mõlemad esimese stressinädala lõpuks (21 DAS) usutavalt madalamad kontroll variandist.

Katse tulemustest ilmneb, et antud tingimustes omab üleujutusest tulenev stress tugevamat mõju taimede suhtelisele kasvukiirusele ja projekteeritud võrse pindalale võrreldes põua stressiga. Olles üleujutuse variandis projekteeritud võrse pindala puhul madalam 30% ja keskmise suhtelise kasvukiiruse puhul 11% madalam ($p < 0,01$). Sellest tulenevalt kaasnes ka kontroll variandiga võrreldes suurem vahe võrse pindalas ning suhtelises kasvukiiruses üleujutuse variandis. Samas võib mõju eeldada kohati ka stressi avaldumise kiirusest, mis üleujutuse variandis oli kohene, avaldudes põua variandis tänu ühtlasele veetaseme langusele aeglasemalt. Eeldatavasti mõjutab taimede vastust ka stresside mõju erinevatele füsioloogilistele mehhanismidele, inhibeerides erinevaid metaboolseid protsesse taimes. Kui põua puhul on haavatav taime fotosüntees, siis üleujutuse negatiivne mõju ilmneb eelkõige juurte respiratsioonile, limiteerides juurte võimekust maapealset osa toitainetega varustada.

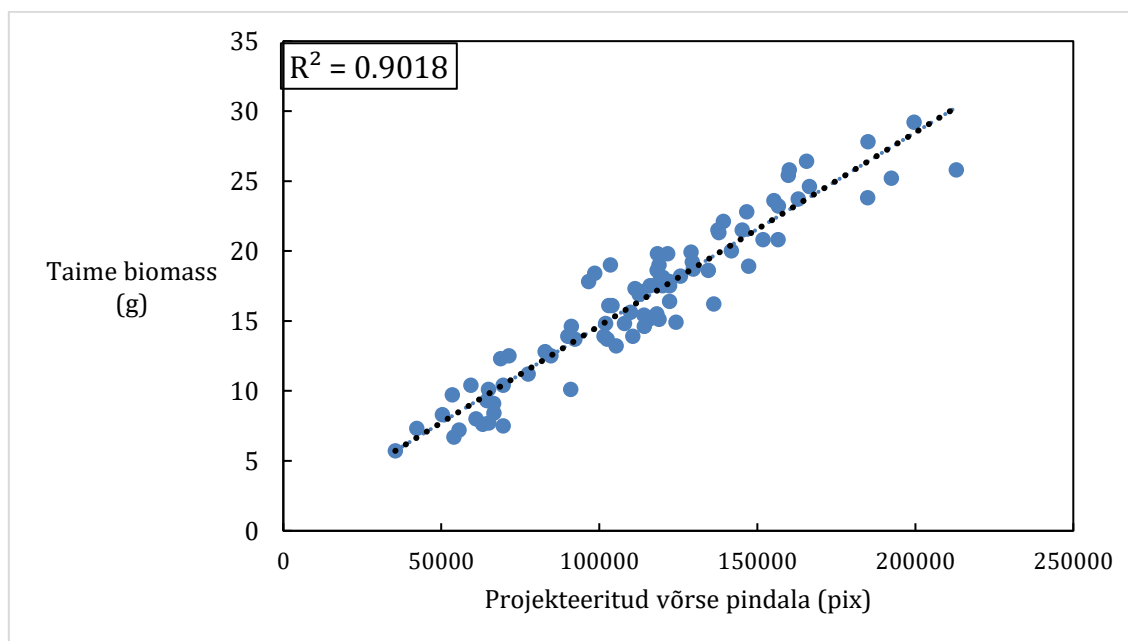
Probleemseks kujunevad sel puhul just sademete hulga suurenemisega erakordselt lokaalselt esinevad äärmuslikud ilmastikunähtused ja sademed üle 30 mm ööpäevas, mis kasvuperioodile langemise puhul antud stressi esile kutsuvad (Bio...2015:379-392).

Mõistmaks taimede üleujutus-stressile kohastumist täpsemalt on edaspidistes katsetes võimalik fenotüpiseerimise ja genotüpiseerimise abil otsida kohastumisega seotud põhigeene nii fenotüübi kui ka juurte geeniekspressiooni tasemel. Üheks keskkonnaga kohastumise geenide otsimise võimaluseks on odra metsikute eellaste kasutamine, kus potentsiaal pikaajalise saagile orienteeritud aretuse tulemusena kaduma läinud geene uuesti leida ja aretusprogrammi integreerida võimalik on (Forster *et al.* 2000). Lisaks uute ilmastikukindlate sortide kasutusele võtmisele on kliimamuutustega kohanemiseks Eesti kontekstis potentsiaali ka täpsema mullaharimise ja mullakaitse tagamisel (Olesen *et al.* 2011). Selleks on tootjal võimalik riski elimineerimiseks tagada põldude korrapärane drenaaž ja mullaharimisega võimalikult ühtlane reljeef, mis takistaks sademetevee kogunemise madalamates põlluosades ja sellest tingitud erosiooni tekkimise ohu.

Katse lõpuks (42 DAS) katsevariandid kasvufaasidelt omavahel ei erinenud, mis tähendab stressi usutava mõju puudumist taimede arengule antud tingimustes. Stressi mõju taimede arengukiirusele võib olla kiirendav või aeglustav, olenedes stressi intensiivsusest, kestusest ja kombineeritusest teiste stressidega nagu temperatuur (Hodges 1990). Selle põhjal saame väita, et sellise ainult veerežiimil põhineva, intensiivsuse ja kestusega stress taimede arengukiirust varastes kasvufaasides oluliselt ei mõjutanud, kuigi negatiivne mõju kasvule oli

märkimisväärne. Selle põhjuseks võime oletada spetsiifilise stressori kasutamist, mis võis jääda liialt lühidaks ja nõrgaks, et muutusi arengukiiruses esile kutsuda. Täpsema mõju uurimiseks arengukiirusele tulevikus on võimalik määrata monitoorides katsetaimede kasvufaase konventsionaalsete meetoditega tihedamalt, olukorras kus fenotüpiseerimine seda veel asendada ei suuda.

Nii põuast tingitud veepuudus kui ka üleujutusest tingitud hapnikupuudus juurtel pärsvad taimes tähtsate metaboolsete ja fotosünteesiliste protsesside aktiivsust, mis omakorda takistavad kasvuks vajaliku energia ja ressursside kättesaadavust. Selle tulemusena on mõjutatud negatiivselt biomassi moodustamine, mis hiljem saagipotentsaali vähenemise kaasa võib tuua. Oluline on siinkohal välja tuua ka biomassi hindamiseks kasutatava meetodilise fenotüpiseerimise tehnoloogia täpsuse projekteeritud võrse pindala korreleerimisel biomassiga. Katse tulemustest selgus, et taime projekteeritud võrse pindala ja biomass on omavahel usutavas tugevas positiivses seoses (joonis 6).



Joonis 6. Taimede projekteeritud võrse pindala (pix) ja biomass (g) katse lõppedes (42 DAS)

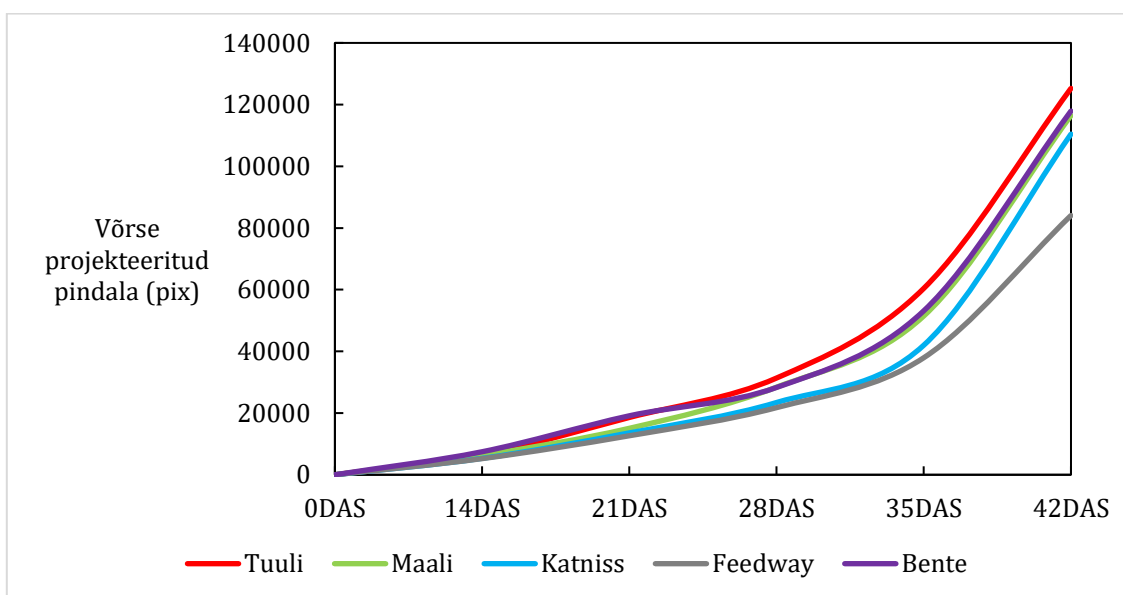
See kinnitab antud fenotüpiseerimise meetodi sobivust antud katse tingimustesse taimede biomassi hindamiseks läbi projekteeritud võrse pindala ja kasvukiiruse arvutamiseks. Pakkudes seeläbi konkurentsi teistele stressi hindamise meetoditele nagu fotosünteesi

aktiivsuse mõõtmine läbi lehtede gaasivahetuse, olles täpsuselt võrreldav ja kuluefektiivsem.

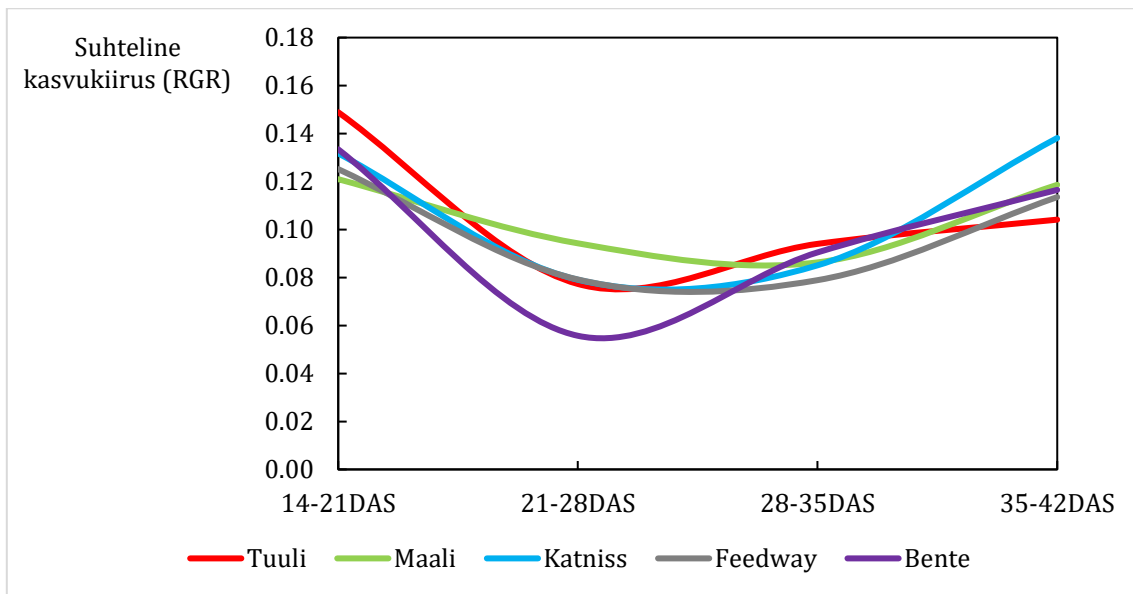
3.2 Sordi mõju taime stressivastusele

3.2.1 Sortide kasv põua variandis

Taimede fenotüüpiline reaktsioon keskkonnas sõltub nende genotüübist. Põua variandis näitas kahefaktoriline dispersioonanalüüs sordi, põua ja nende koosmõju usutavat mõju ($p < 0,01$) suviendra võrse projekteeritud pindalale (42 DAS) (joonis 7). Sordi mõju võrse projekteeritud pindalale oli 9%, põua stressi mõju 82% ja nende koosmõju 9%. Taime suhtelisele kasvukiirusele ilmnas põua variandi puhul põua stressi usutav mõju ($p < 0,001$) kasvuperioodil keskmisena 90% (joonis 8), sort ja koosmõju usutavat mõju ei avaldanud. Sordi usutav mõju projekteeritud võrse pindalale osutab genotüüpides esinevale variatsioonile, mis erinevate taime stressi vastuste põhjuseks on. See näitab antud sortide seas esineva põua vastusega seotud geneetilise variatsiooni esinemist, kuigi vastutades vaid väikese osa (9%) projekteeritud võrse pindala moodustumisest.



Joonis 7. Sortide projekteeritud võrse pindala (pix) põua variandis ajas.

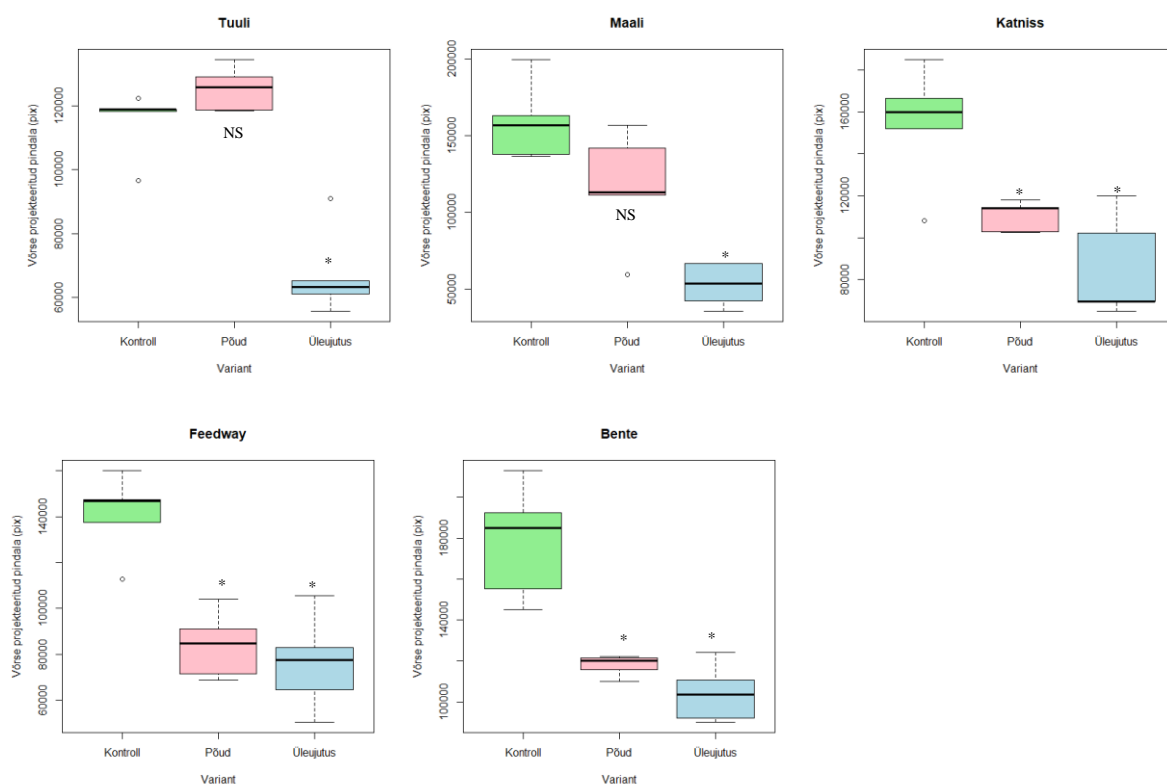


Joonis 8. Sortide suhteline kasvukiirus (RGR) põua variandis.

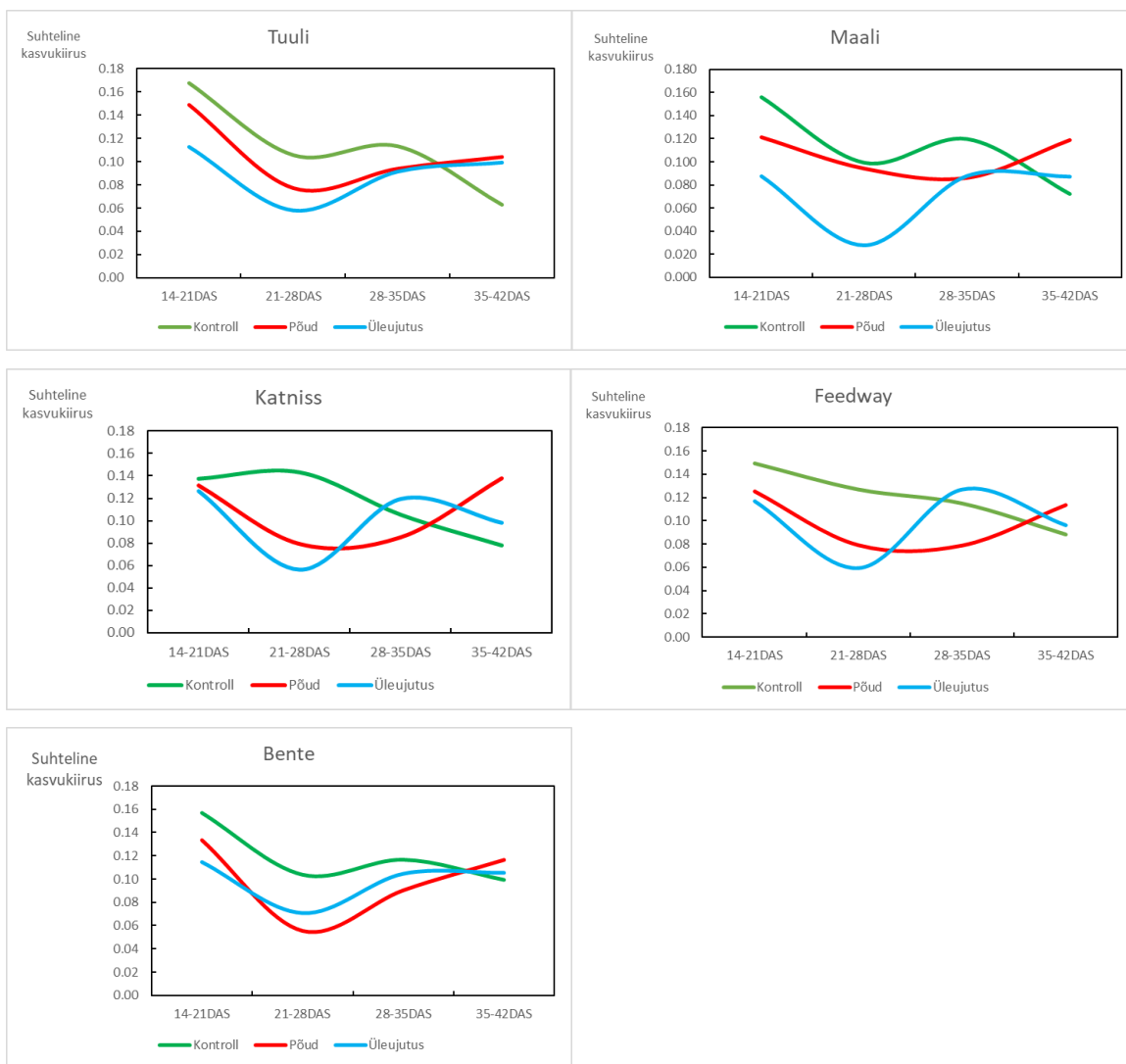
Põua stress kõikide sortide taimede projekteeritud võrse pindala (42DAS) usutavalt võrreldes kontroll variandiga ei mõjutanud. Sortide 'Tuuli' ja 'Maali' projekteeritud võrse pindala põua variandis võrreldes kontroll variandiga usutavalt ei erinenud, olles sordi 'Tuuli' puhul keskmisena isegi 9% kõrgem tavavariandist (joonis 9). Põuast tingitud stressi usutav negatiivne mõju ilmnes sortidele 'Katniss' (28%), 'Feedway' (40%) ja 'Bente' (34%). Olles viimastel sortidel usutava mõjuga projekteeritud võrse pindalale juba alates stressi lõpust kuni katse lõpuni (28-42 DAS), olukorras kus 'Tuuli' ja 'Maali' puhul oli kontroll variandi kõrgem usutav erinevus vaid nädal pärast stressi (35 DAS). See osutab siinkohal põuale vastupidavamate sortide soorituse olulisusele just stressijärgses taastumises. Kuigi 'Tuuli' ja 'Maali' projekteeritud võrse pindala oli stressi lõpuks (35 DAS) põua variandis usutavalt madalam kontroll variandist, on antud sordid võimelised seda stressijärgselt kiirenenud kasvuga taastama.

Samuti ei vähendanud põud katse kestel sortide 'Tuuli' ja 'Maali' suhtelist kasvukiirust usutavalt ühelgi nädalal (14-42 DAS), mis tähendab püsivat vastupanu stressile (joonis 10). Sordi 'Katniss' suhteline kasvukiirus oli 44% madalam teisel stressi nädalal (21-28 DAS) ($p < 0,05$), 'Feedway' puhul teisel stressi nädalal ja sellele järgneval nädalal 35% (21-35 DAS) ($p < 0,01$) ja 'Bente' puhul mõlemal stressi nädalal ja sellele järgneval nädalal 28%

(14-35 DAS) ($p < 0,05$). Teiseks stressijärgseks nädalaks (35-42 DAS) olid kõik sordid stressist taastumas, võrdsustades suhtelise kasvukiiruse variantide vahel. Sordi 'Katniss' taastumine oli sel kohal eriti tugev, saavutades 44% kõrgema suhteline kasvukiiruse kontrollvariandist ($p < 0,05$). Kuigi sortide 'Katniss', 'Feedway' ja 'Bente' kasvukiirus taastus stressijärgselt, polnud see siiski piisav optimaalses veerežiimis kasvanud taimede tasemeni jõudmiseks, mida näitas projekteeritud võrse pindala.



Joonis 9. Sortide projekteeritud võrse pindala (pix) eri katsevariantides katse lõpul (42 DAS). Usutavus on märgitud järgnevalt $p < 0,05$ (*); NS tähistab usutava erinevuse puudumist.

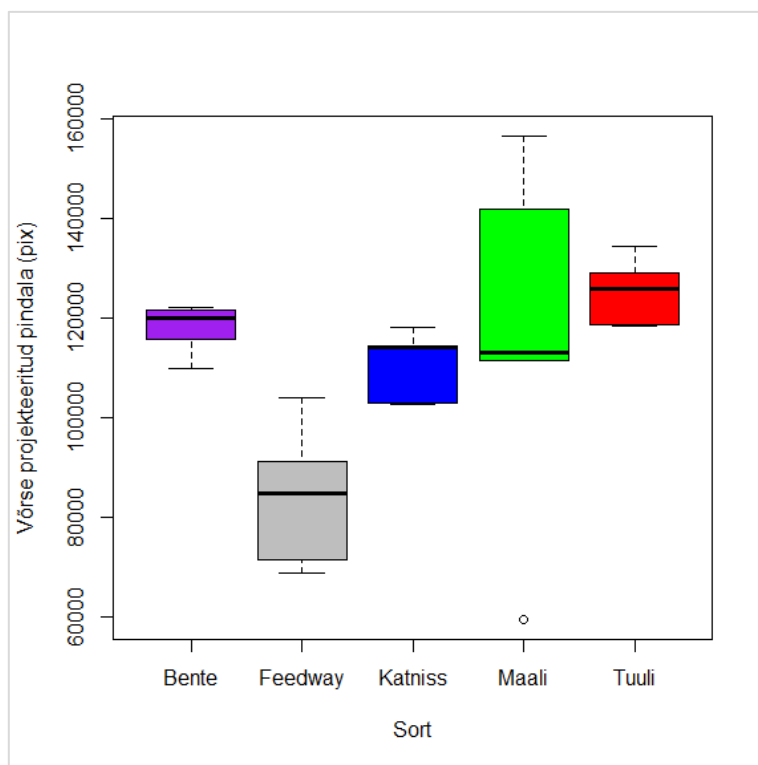


Joonis 10. Sortide keskmine kasvukiirus (RGR) ajas eri katsevariantides.

Sortide vahel projekteeritud võrse pindalad põua variandis katse lõppedes (42 DAS) usutavalt ei erinenud (joonis 11). Ainsaks erandiks oli siinkohal vaid sort ‘Tuuli’, olles sordist ‘Feedway’ usutavalt 37% suurem ($p < 0,05$).

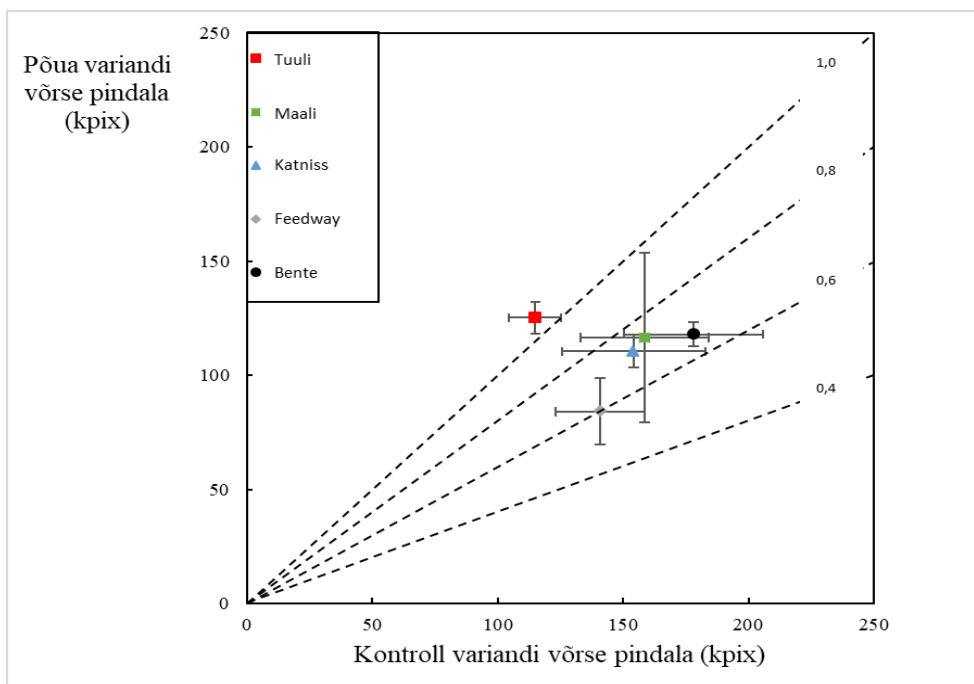
Siit näeme, et projekteeritud võrse pindala vähenemine sordi puhul variantide vahel ei kaasne ilmtingimata madalama sooritusega sortide võrdluses. Samuti ei erinenud sortide vahel põuavariandis katse kestel suhteline kasvukiirus. Usutavate erinevuste puudumine sortide vahel tuleneb arvatavasti Eestis kasvatatavate odrasortide enda suhtelisest sarnasusest omavahel ja võimalikust väikesest korduste arvust katses.

Kasvukiiruse puhul võib mõju ja erinevuste puudumise põhjuseks sortide vahel arvatavasti olla tegu parameetri suuremast tundlikkusega stressile ajahetkes, mis projekteeritud võrse pindala puhul stabiilselt ajas akumulcerudes esile ei tõuse.



Joonis 11. Sortide projekteeritud võrse pindala (pix) katse lõpus (42 DAS) põua katsevariandis.

Võrreldes sortide sooritust nii põua kui kontroll variandis näeme, et suurima projekteeritud võrse pindala on kujundanud endale põua tingimustes sordid 'Tuuli' ja 'Maali' ning kontroll variandi tingimustes 'Bente' ja 'Maali' (joonis 12). Madalaima projekteeritud võrse pindala on põua variandis moodustanud 'Feedway' ja 'Katniss' ning kontroll variandis 'Tuuli' ja 'Feedway'. Sellest näeme, et kuigi sort 'Tuuli' kohaneb hästi põua tingimustes, kaasneb see madalaima sooritusega kontroll variandis. Esile tõuseb sortide 'Bente' ja 'Maali' sooritus, mis küll põua poolt osaliselt mõjutatud oli, kuid andsid selle eest kõrgeimad keskmised tulemused kontroll variandis. Sordi 'Feedway' puhul on aga märgata teistest sortidest nõrgemat keskmist projekteeritud võrse pindala nii kontroll kui ka põua variandis.

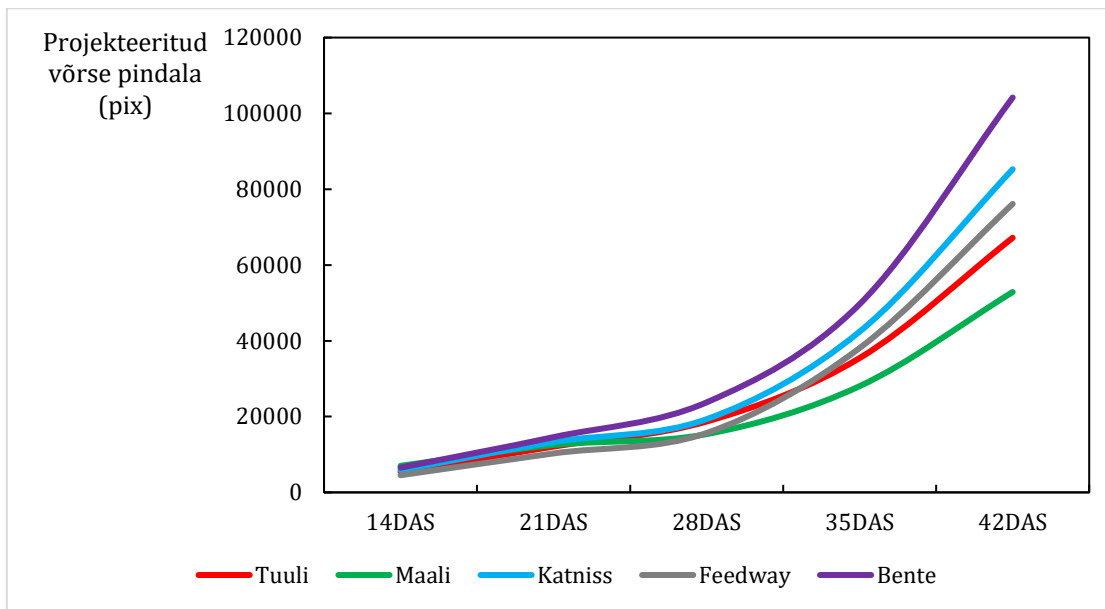


Joonis 12. Sortide projekteeritud võrse pindala (42 DAS) kontroll ja põua variandis. Vertikaal ja horisontaaljooned markeritel tähistavad standardhälvet (SD).

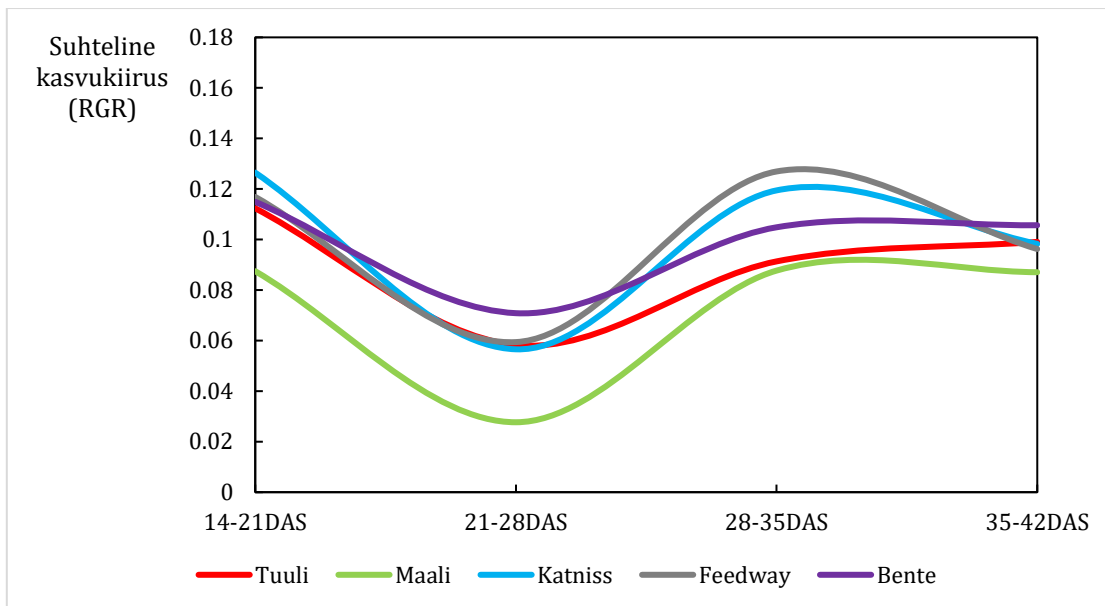
Kuigi põua stressi mõju oli katsevariantide vahel ilmne, jäi põua variandis sees sortide projekteeritud võrse pindala küllaltki ühtlikuks, võimaldades kontroll ja põua varianti omavahel võrreldes sortide optimaalse ja stressi tingimustes esinenud kasvu dünaamikat paremini mõista.

3.2.2 Sortide kasv üleujutuse variandis

Üleujutuse variandis limiteeriti taimede ligipääsu mullahapnikule ülaveega. Variandi puhul mõjutasid taime võrse projekteeritud pindala (42 DAS) usutavalt sort, stress ja nende koosmõju ($p < 0,01$) (joonis 13). Sordi mõju sooritusele oli 3%, üleujutusest tulenenud stressi mõju 93% ja nende koosmõju 4%. Suhtelist kasvukiirust mõjutas samas variandis usutavalt sort 4% vaid (21-28 DAS) ja üleujutuse tingitus stressi mõju 94% perioodil (14-28 DAS) (joonis 14). Sordi usutav mõju taime projekteeritud pindalale variandis näitab geneetilise variatsiooni esinemist sortides. Kuigi mõju on usutav, on sortide mõju stressi vastuses siiski madal, olles väiksem ka põuavariandist. Selle alusel saame oletada üleujutusest tulenenud stressi ägedust võrreldes põua stressiga, olenemata lühemast kestusest.



Joonis 13. Sortide projekteeritud võrse pindala (pix) üleujutuse variandis.



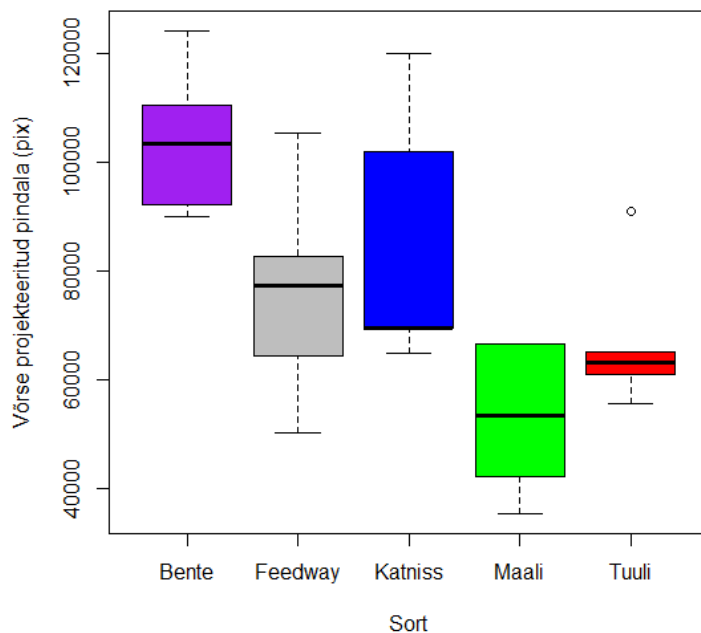
Joonis 14. Sortide suhteline kasvukiirus (RGR) üleujutuse variandis.

Üleujutusest tingitud stress mõjutas negatiivselt kõikide sortide projekteeritud võrse pindala alates teisest stressijärgsest nädalast kuni katse lõpuni (28-42 DAS) (joonis 9). Projekteeritud võrse pindala vähenes katse lõpuks usutavalt ($p < 0,05$) üleujutuse variandis sordil 'Maali' (67%), 'Tuuli' (42%), 'Bente' (41%), 'Katniss' (45%) ja 'Feedway' (46%).

Stressi negatiivne mõju kõikide sortide suhtelisele kasvukiirusele ilmnes stressijärgsel nädalal, osadel sortidel ka sellele eelneval ja järgneval nädalal (joonis 10). Sordi 'Tuuli' suhteline kasvukiirus üleujutuse variandis oli madalam 32% (14-35 DAS) ($p < 0,05$), 'Maali' 58% (14-28 DAS) ($p < 0,05$), 'Katniss' 60% (21-28 DAS) ($p < 0,001$), 'Feedway' 53% (21-28 DAS) ($p < 0,01$) ja 'Bente' 29% (14-28 DAS) ($p < 0,01$). See näitab stressi mõju varieeruvat negatiivse mõju tugevust ja kestust. Kui sortidel 'Feedway' ja 'Katniss' kestab usutav negatiivne mõju vaid nädala (21-28 DAS), on sort 'Tuuli' kasvukiirus häiritud kolm nädalat (14-35 DAS).

Samas näeme siinkohal, et stressi usutava negatiivse mõju lühem kestus suhtelisele kasvukiirusele ei too kaasa ilmtingimata lõplikule projekteeritud võrse pindalale. Siinkohal saame oletada, et üleujutuse stressi puhul on biomassi moodustamisel oluline nii suhtelise kasvukiiruse vähenemine kui ka selle ajaline kestus, mis genoüüpide lõikes varieeruda võivad.

Sortide vaheline usutav erinevus projekteeritud võrse pindala puhul esines vaid 'Maali' ja 'Bente' ning 'Tuuli' ja 'Bente' vahel ($p < 0,05$) (joonis 15). Sort 'Bente' projekteeritud võrse pindala katse lõpuks oli 36% suurem sordist 'Tuuli' ja 49% suurem sordist 'Maali'. Samas vähenesid nende kõigi kolme projekteeritud võrse pindalad 41-67% võrreldes kontroll variandiga, mis osutab tähtsust sordi sooritusele optimaalse veerežiimi juures kontroll variandis.

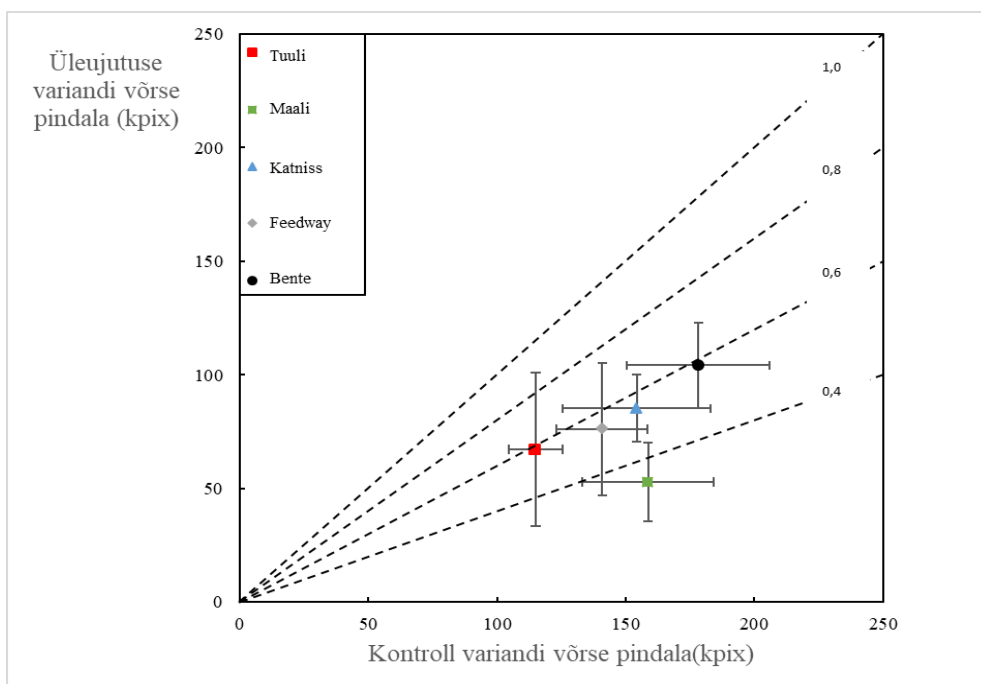


Joonis 15. Sortide projekteeritud võrse pindala (pix) katse lõpus (42 DAS) üleujutuse katsevariandis.

Siinkohal võrdlesime sorte nende projekteeritud võrse pindalade alusel üleujutuse ja kontroll variandis korraga. Esile tõusis projekteeritud võrse pindala sordil 'Bente', mis oli keskmiselt 36% suurem 'Tuuli'st ja 49% suurem 'Maali'st ($p < 0,05$) üleujutuse variandis ning kontroll variandis 24% suurem 'Tuuli'st ($p < 0,05$). Kõige suurema keskmise projekteeritud võrse pindala moodustasid üleujutuse variandis sordid 'Bente' ja 'Katniss' ning madalaima 'Tuuli' ja 'Maali' (joonis 16). Madalaima projekteeritud võrse pindala on üleujutuse variandis moodustanud 'Maali' ja 'Tuuli' ning kontroll variandis 'Tuuli' ja 'Feedway'. Siinkohal on sordid 'Bente' ja 'Katniss' andnud teistest kõrgema keskmise projekteeritud võrse pindala nii kontroll kui üleujutuse variandis, näidates usutava erinevuse puudumisest hoolimata sortide üldisest tugevast sooritusest. Samuti on esile tulnud ka 'Tuuli' madalaim sooritus mõlema variandi keskmisest, mille üheks võimalikuks põhjuseks on üleujutusest tingitud suur variatsioon.

Siinkohal tõuseb esile vajadus täpsema ülevaate saamiseks tulevikus käsitleda veestressi esile kutsudes nii taimede biomassi kui saagi moodustamist erinevates väetusvariantides, mille korrelatsioon sortides assimilaatide relokatsiooni tõttu varieeruda võib (Yu *et al.* 2015).

See võimaldaks hinnata sortide puhul nii vee kui toitainete kasutamise efektiivsust, tõstes esile keskkonnafaktoritest tulenevad nõrgad kohad sortides.



Joonis 16. Sortide projekteeritud võrse pindala (42 DAS) kontroll ja üleujutuse variandis. Vertikaal- ja horisontaaljooned markeritel tähistavad standardhälvet (SD)

Katse tulemused põua ja üleujutuse tingimustes tõstavad esile küllaltki madala geneetilise variatsiooni Eestis kasvatatavate sortide stressi vastustes, eriti üleujutuse tingimustes. Kuigi antud hetkel on ekstreemsetele ilmastikunähtustele suunitletud aretus veel piiratud ulatusega (Olesen *et al.* 2011), tõuseb selle tähtsus pessimistliku kliimastsenaariumi puhul rohkem päevakorda. Siinkohal on selleks sordiaretusel võimalik valmistuda juba potentsiaalste stressikohastumisega seotud põhigeenide uurimise ja leidmisega erinevates genotüüpides, et neid ennetavalt kasutusele võtta nii põua kui ka üleujutuse riski maandamiseks.

KOKKUVÕTE

Antud magistritöö eesmärgiks oli uurida läbi fenotüpiseerimise põua ja üleujutuse mõju odrataimede biomassile ja suhtelisele kasvukiirusele varastes kasvufaasides, võrreldes seejuures Eestis kasvatatavate sortide kohanemisvõimet omavahel.

Katse lõpuks (42 DAS) vähenes 2 nädalat põua veerežiimis ja pärast seda 2 nädalat optimaalses veerežiimis taastunud taimede projekteeritud võrse pindala võrreldes kontroll variandiga põua tingimustes 26%. Nädal üleujutuse tingimustes ja kolm nädalat optimaalses veerežiimis taastunud taimedel vähenes projekteeritud võrse pindala 49%. Põua stressi mõju taimede projekteeritud võrse pindalale ilmnes põua variandis 28-42 DAS ja üleujutuse variandis 21-42 DAS ($p<0,001$). Samuti vähenes stressi tekkides taimede suhteline kasvukiirus võrreldes tava variandiga põua variandis keskmiselt 6%, olles usutavalt madalam 14-35 DAS ($p<0,001$). Üleujutuse variandi puhul vähenes suhteline kasvukiirus keskmiselt 16%, jäädes usutavalt madalamaks 14-28 DAS ($p<0,001$).

Põua katsevariandis oli sordi mõju projekteeritud võrse pindalale 9% ($p<0,01$), suhtelisele kasvukiirusele sort mõju ei avaldanud. Projekteeritud võrse pindala võrreldes kontroll variandiga vähenes sortides 'Bente' (34%), 'Feedway' (40%) ja 'Katniss' (28%) ($p<0,05$), millega kaasnes kohati ka madalam suhteline kasvukiirus. Sortidel 'Maali' ja 'Tuuli' põud projekteeritud võrse pindala ja suhtelist kasvukiirust ei mõjutanud. Sortide omavaheline usutav erinevus katse lõpuks projekteeritud võrse pindalas põua variandis peaaegu et puudus. Vaid sordil 'Tuuli' oli see usutavalt sordist 'Feedway' (37%) suurem ($p<0,05$). Sordid 'Bente' ja 'Maali' andsid teistest suurema projekteeritud võrse pindala nii põua kui kontroll variandis. Sordi 'Feedway' sooritus oli teistest nõrgem nii põua kui kontroll variandis.

Üleujutuse variandis oli sordi mõju projekteeritud võrse pindalale 3% ($p<0,01$), suhtelisele kasvukiirusele sort püsisvat mõju ei avaldanud. Sordi sees vähendas üleujutus projekteeritud võrse pindala ja suhtelist kasvukiirust kõikides sortides. Projekteeritud võrse pindala vähenes katse lõpuks sortides 'Maali' (67%), 'Tuuli' (42%), 'Bente' (41%), 'Katniss' (45%) ja 'Feedway' (46%) ($p<0,05$). Suhtelise kasvukiiruse vähenemine varieerus sortides 29-60%

vahel stressi nädala ja kahele sellele järgnenud nädala kestel. Sortide omavaheline usustav erinevus projekteeritud võrse pindalas üleujutuse variandis ilmnes vaid sordi 'Bente' puhul, mis oli katse lõpuks (36%) suurem sordist 'Tuuli' ja (49%) suurem sordist 'Maali' ($p < 0,05$). Sordid 'Bente' ja 'Katniss' andsid teistest suurema projekteeritud võrse pindala nii kontroll kui üleujutuse variandis. Sort 'Tuuli' puhul tõusis esile teistest väiksem biomassi moodustamine nii kontroll kui üleujutuse variandi tingimustes.

Nii põuast kui ka üleujutusest tingitud stress vähendvad tugevalt taime biomassi moodustamist varases vegetatiivses kasvus. Kuigi üleujutuste esinemine on lokaalsem ja harvem nähtus, on sellest tuleneva stressi negatiivne mõju taime kasvule tugevam võrreldes põua stressiga, seda nii projekteeritud võrse pindala kui ka suhtelise kasvukiiruse puhul.

Geneetiline variatsioon sortide vahel on küllaltki madal, seda eriti üleujutusele kohastumisega seotud geenide puhul. Kuigi sortide projekteeritud võrse pindala katsevariantide vahel erines enamasti usutavalt, siis stressi variantide sees erinesid vaid üksikud sordid. See osutab sellele, et sordi stressiga kohanemise hindamisel tuleb arvestada nii kontroll kui ka stressi variandi tulemusi.

Edaspidises uurimuses on võimalik siinkohal uurida andmete korrelatsiooni hilisema saagikusega, mis võimaldaks genotüüpide lõikes paremini mõista stressi mõju biomassile, saagile ning nende omavahelisele suhtele. Uute sortide aretamisel on siinkohal võimalik otsida ja leida veerežiimi ekstreemsusest tulenevale stressile kohastumisega seotud põhigeene laiemast genofondist läbi fenotüpiseerimise ja genotüpiseerimise. Kohanemisvõimet ekstreemsetele veerežiimidele on võimalik rakendada aretiste ja ristlusvanemate hindamiseks juba antud hetkel. Leitud potentsiaalseid põhigeene on võimalik aretusprogrammi integreerida kliimamuutustele vastupanuvõimeliste sortide loomiseks.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Agovino, M., Casaccia, M., Ciommi, M., Ferrara, M., & Marchesano, K.** (2019). Agriculture, climate change and sustainability: The case of EU-28. *Ecological Indicators*, 105, 525–543. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.04.064>
- Anjum, F., Yaseen, M., Rasool, E., Wahid, A., & Anjum, S.** (2003). *Water Stress in Barley (Hordeum Vulgare L.) Ii. Effect on Chemical Composition and Chlorophyll Contents*. 5.
- Armoniené, R., Odilbekov, F., Vivekanand, V., & Chawade, A.** (2018). *Affordable Imaging Lab for Noninvasive Analysis of Biomass and Early Vigour in Cereal Crops* [Research Article]. BioMed Research International; Hindawi. <https://doi.org/10.1155/2018/5713158>
- Badr, A., M, K., Sch, R., Rabey, H. E., Effgen, S., Ibrahim, H. H., Pozzi, C., Rohde, W., & Salamini, F.** (2000). On the Origin and Domestication History of Barley (*Hordeum vulgare*). *Molecular Biology and Evolution*, 17(4), 499–510. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026330>
- Barley: Chemistry and Technology. (1993) Toim. A. W. MacGregor, R.S. Bhatti. St.Paul, Minnesota, USA. American Association of Cereal Chemists. 486lk.
- Bastiaans, L., van Ast, A., & Zhao, D.** (2011). *What is the basis of early vigour, being an important trait of weed competitiveness in rice*. 28. [veebileht]. <https://pdfs.semanticscholar.org/f73f/6bbb91ff217d02e0bcb3f91faa1417951e5.pdf>. (18.05.2021)
- Bertholdsson, N.-O., & Kolodinska Brantestam, A.** (2009). A century of Nordic barley breeding—Effects on early vigour root and shoot growth, straw length, harvest index and grain weight. *European Journal of Agronomy*, 30(4), 266–274. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2008.12.003>
- BioClim: Kliimamuutuste mõjuanalüüs, kohanemisstrateegia ja rakenduskava looduskeskkonna ja biomajanduse teemavaldkondades (2015). Eesti Maaülikool, Tartu Ülikooli Ökoloogia ja Maateaduste Instituut ja TÜ Eesti Mereinstituut, Säästva Eesti Instituut, Eestimaa Looduse Fond Islandi Põllumajandusülikool. Tartu.
- Climate Change and Plant Abiotic Stress Tolerance (2014) Toim. N. Tuteja, S. S. Gill. 2. köide. Weinheim, Germany. Wiley-Blackwell, 1114lk.
- Cossani, C. M., Slafer, G. A., & Savin, R.** (2009). Yield and biomass in wheat and barley under a range of conditions in a Mediterranean site. *Field Crops Research*, 112(2), 205–213. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.03.003>

- Di Gennaro, S. F. D., Rizza, F., Badeck, F. W., Berton, A., Delbono, S., Gioli, B., Toscano, P., Zaldei, A., & Matese, A.** (2018). UAV-based high-throughput phenotyping to discriminate barley vigour with visible and near-infrared vegetation indices. *International Journal of Remote Sensing*, 39(15–16), 5330–5344. <https://doi.org/10.1080/01431161.2017.1395974>
- Forster, B. P., Ellis, R. P., Thomas, W. T. B., Newton, A. C., Tuberosa, R., This, D., El-Enein, R. A., Bahri, M. H., & Ben Salem, M.** (2000). The development and application of molecular markers for abiotic stress tolerance in barley. *Journal of Experimental Botany*, 51(342), 19–27. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.342.19>
- FAOSTAT (s.a) Food and Agriculture Organization of the United Nations. Barley- Production Quantity. [veebileht] <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC> (12.05.2021)
- Furbank, R. T., & Tester, M.** (2011). Phenomics – technologies to relieve the phenotyping bottleneck. *Trends in Plant Science*, 16(12), 635–644. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.09.005>
- Ganivet, E.** (2020). Growth in human population and consumption both need to be addressed to reach an ecologically sustainable future. *Environment, Development and Sustainability: A Multidisciplinary Approach to the Theory and Practice of Sustainable Development*, 22(6), 4979–4998.
- Gourdji, S. M., Sibley, A. M., & Lobell, D. B.** (2013). Global crop exposure to critical high temperatures in the reproductive period: Historical trends and future projections. *Environmental Research Letters*, 8(2), 024041. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/2/024041>
- Hafid, R. E., Smith, D. H., Karrou, M., & Samir, K.** (1998). Physiological Responses of Spring Durum Wheat Cultivars to Early-season Drought in a Mediterranean Environment. *Annals of Botany*, 81, 363–370.
- Hatfield, J. L., Boote, K. J., Kimball, B. A., Ziska, L. H., Izaurralde, R. C., Ort, D., Thomson, A. M., & Wolfe, D.** (2011). Climate Impacts on Agriculture: Implications for Crop Production. *Agronomy Journal*, 103(2), 351–370. <https://doi.org/10.2134/agronj2010.0303>
- Hodges, T.** (1990). *Predicting Crop Phenology*. Boca Raton, Florida USA. CRC Press. 248lk
- Honsdorf, N., March, T. J., Berger, B., Tester, M., & Pillen, K.** (2014). High-Throughput Phenotyping to Detect Drought Tolerance QTL in Wild Barley Introgression Lines. *PLOS ONE*, 9(5), e97047. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097047>

- IPCC (2014) Summary for policymakers. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Toim. T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 321k.
- Joshi, M., Hawkins, E., Sutton, R., Lowe, J., & Frame, D.** (2011). Projections of when temperature change will exceed 2 °C above pre-industrial levels. *Nature Climate Change*, 1(8), 407–412. <https://doi.org/10.1038/nclimate1261>
- Kooyers, N. J.** (2015). The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant Science*, 234, 155–162. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.02.012>
- Křen, J., Klem, K., Svobodová, I., Miša, P., & Neudert, L.** (2014). Yield and grain quality of spring barley as affected by biomass formation at early growth stages. *Plant, Soil and Environment*, 60(No. 5), 221–227. <https://doi.org/10.17221/91/2014-PSE>
- Kriiska, A.** (2003). *From hunter-fisher-gatherer to farmer – Changes in the Neolithic economy and settlement on Estonian territory*. 16.
- Lavalle, C., Micale, F., Houston, T. D., Camia, A., Hiederer, R., Lazar, C., Conte, C., Amatulli, G., & Genovese, G.** (2009). Climate change in Europe. 3. Impact on agriculture and forestry. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(3), 433–446. <https://doi.org/10.1051/agro/2008068>
- Lichtenthaler, H. K.** (1996). Vegetation Stress: An Introduction to the Stress Concept in Plants. *Journal of Plant Physiology*, 148(1), 4–14. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(96\)80287-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(96)80287-2)
- Liu, C., & Allan, R. P.** (2013). Observed and simulated precipitation responses in wet and dry regions 1850–2100. *Environmental Research Letters*, 8(3), 034002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/3/034002>
- Lu, Z., & Neumann, P. M.** (1998). *Water-stressed maize, barley and rice seedlings show species diversity in mechanisms of leaf growth inhibition*. 8.
- Maiti, R. K., & Satya, P.** (2014). Research advances in major cereal crops for adaptation to abiotic stresses. *GM Crops & Food*, 5(4), 259–279. <https://doi.org/10.4161/21645698.2014.947861>
- Mittler, R.** (2006). Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science*, 11(1), 15–19. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.11.002>
- Mäkinen, H.** (2018). Sensitivity of European wheat to extreme weather. *Field Crop Research*, 222, 209–217.
- Normile, D.** (2008). AGRICULTURAL RESEARCH: Reinventing Rice to Feed the World. *Science*, 321(5887), 330–333. <https://doi.org/10.1126/science.321.5887.330>

- Olesen, J. E., Trnka, M., Kersebaum, K. C., Skjelvåg, A. O., Seguin, B., Peltonen-Sainio, P., Rossi, F., Kozyra, J., & Micale, F.** (2011). Impacts and adaptation of European crop production systems to climate change. *European Journal of Agronomy*, 34(2), 96–112.
<https://doi.org/10.1016/j.eja.2010.11.003>
- Pandey, P., Irulappan, V., Bagavathiannan, M. V., & Senthil-Kumar, M.** (2017). Impact of Combined Abiotic and Biotic Stresses on Plant Growth and Avenues for Crop Improvement by Exploiting Physio-morphological Traits. *Frontiers in Plant Science*, 8.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00537>
- Pang, J., Palta, J. A., Rebetzke, G. J., Milroy, S. P., Pang, J., Palta, J. A., Rebetzke, G. J., & Milroy, S. P.** (2013). Wheat genotypes with high early vigour accumulate more nitrogen and have higher photosynthetic nitrogen use efficiency during early growth. *Functional Plant Biology*, 41(2), 215–222. <https://doi.org/10.1071/FP13143>
- Perata, P., Armstrong, W., & Voesenek, L. A. C. J.** (2011). Plants and flooding stress. *New Phytologist*, 190(2), 269–273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03702.x>
- Porter, J. R., Xie, L., Challinor, A. J., Cochrane, K., Howden, S. M., Iqbal, M. M., Lobell, D. B., & Travasso, M. I.** (2014). Chapter 7: Food Security and Food Production Systems. *Food security and food production systems. In: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (1k 485–533). Cambridge University Press. <https://eprints.whiterose.ac.uk/110945/>
- Puijalon, S., Bouma, T. J., Douady, C. J., Groenendaal, J. van, Anten, N. P. R., Martel, E., & Bornette, G.** (2011). Plant resistance to mechanical stress: Evidence of an avoidance–tolerance trade-off. *New Phytologist*, 191(4), 1141–1149. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03763.x>
- Rajala, A., Hakala, K., Mäkelä, P., & Peltonen-Sainio, P.** (2011). Drought Effect on Grain Number and Grain Weight at Spike and Spikelet Level in Six-Row Spring Barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 197(2), 103–112. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2010.00449.x>
- Ravindranath, N. H., & Sathaye, J. A.** (2002). Climate Change and Developing Countries. N. H. Ravindranath & J. A. Sathaye (Toim), *Climate Change and Developing Countries* (1k 247–265). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/0-306-47980-X_9
- Ray, D. K., Gerber, J. S., MacDonald, G. K., & West, P. C.** (2015). Climate variation explains a third of global crop yield variability. *Nature Communications*, 6(1), 5989.
<https://doi.org/10.1038/ncomms6989>

- Ray, D. K., West, P. C., Clark, M., Gerber, J. S., Prishchepov, A. V., & Chatterjee, S.** (2019). Climate change has likely already affected global food production. *PLOS ONE*, 14(5), e0217148. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217148>
- R Core Team. (2021). The R Project For Statistical Computing. [veebileht] <https://www.r-project.org/> (20.05.2021).
- Ryan, P. R., Liao, M., Delhaize, E., Rebetzke, G. J., Weligama, C., Spielmeyer, W., & James, R. A.** (2015). Early vigour improves phosphate uptake in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 66(22), 7089–7100. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv403>
- Sheaffer, C. C., Moncada, K. M.** (2012) Introduction to agronomy : food, crops, and environment. 2 kōide. Clifton Park, New York, USA. Delmar Cengage Learning. 704lk.
- Steduto, P, Hsiao, T. C., Fereres, E., Raes D.** (2012) Crop yield response to water. Rome, Italy. Food and Agriculture Organization of the United Nations. 500lk.
- Zhao, Z., Rebetzke, G. J., Zheng, B., Chapman, S. C., & Wang, E.** (2019). Modelling impact of early vigour on wheat yield in dryland regions. *Journal of Experimental Botany*, 70(9), 2535–2548. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz069>
- Taiz, L., & Zeiger, E.** (2002) Plant physiology. 3 ed. Sunderland, Massachussets, USA. Sinauer Associates. 690 lk.
- Thameur, A., Lachiheb, B., & Ferchichi, A.** (2012). Drought effect on growth, gas exchange and yield, in two strains of local barley Ardhaoui, under water deficit conditions in southern Tunisia. *Journal of Environmental Management*, 113, 495–500. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.05.026>
- The Future of Food and Agriculture – Alternative Pathways to 2050 (2018). FAO. Summary version. Rome, Italy 60lk.
- Trnka, M., Rötter, R. P., Ruiz-Ramos, M., Kersebaum, K. C., Olesen, J. E., Žalud, Z., & Semenov, M. A.** (2014). Adverse weather conditions for European wheat production will become more frequent with climate change. *Nature Climate Change*, 4(7), 637–643. <https://doi.org/10.1038/nclimate2242>
- UCSUSA (2019) Climate change and agriculture: A perfect storm in farm country. [veebileht] <https://www.ucsusa.org/resources/climate-change-and-agriculture> (12.05.2021)
- USDA (s.a) Agricultural Research Service [veebileht] <https://fdc.nal.usda.gov/fdc-app.html#/food-details/170283/nutrients> (12.05.2021)
- van Oosterom, E. J., & Acevedo, E.** (1992). Adaptation of barley (*Hordeum vulgare* L.) to harsh Mediterranean environments. *Euphytica*, 62, 1–14.

- Wehner, G. G., Balko, C. C., Enders, M. M., Humbeck, K. K., & Ordon, F. F. (2015).** Identification of genomic regions involved in tolerance to drought stress and drought stress induced leaf senescence in juvenile barley. *BMC Plant Biology*, 15(1), 125.
<https://doi.org/10.1186/s12870-015-0524-3>
- Winsemius, H. C., Aerts, J. C. J. H., van Beek, L. P. H., Bierkens, M. F. P., Bouwman, A., Jongman, B., Kwadijk, J. C. J., Ligtoet, W., Lucas, P. L., van Vuuren, D. P., & Ward, P. J. (2016).** Global drivers of future river flood risk. *Nature Climate Change*, 6(4), 381–385.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2893>
- Xu, Z., Zhou, G., & Shimizu, H. (2010).** Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signaling & Behavior*, 5(6), 649–654. <https://doi.org/10.4161/psb.5.6.11398>
- Yordanova, R. Y., Christov, K. N., & Popova, L. P. (2004).** Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 51(2), 93–101.
[https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(03\)00063-7](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(03)00063-7)
- Yordanova, R. Y., & Popova, L. P. (2001).** Photosynthetic response of barley plants to soil flooding. *Photosynthetica*, 39(4), 515–520.
- Yu, S.-M., Lo, S.-F., & Ho, T.-H. D. (2015).** Source–Sink Communication: Regulated by Hormone, Nutrient, and Stress Cross-Signaling. *Trends in Plant Science*, 20(12), 844–857.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.10.009>

LISAD

Lisa 1. Lihtlitsents

Lihtlitsents lõputöö salvestamiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks ning juhendaja kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta

Mina, Siim Samuel Sepp, (sünniaeg 07/06/1996)

1. annan Eesti Maaülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud lõputöö, mille juhendajad on Ülle Tamm ja Evelin Loit.

1.1. salvestamiseks säilitamise eesmärgil,

1.2. digiarhiivi DSpace lisamiseks ja

1.3. veebikeskkonnas üldsusele kättesaadavaks tegemiseks kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Lõputöö autor –allkirjastatud digitaalselt-- (allkiri) 21.05.2021

Juhendaja kinnitus lõputöö kaitsmisele lubamise kohta

Luban lõputöö kaitsmisele.

Ülle Tamm –allkirjastatud digitaalselt-- (juhendaja nimi ja allkiri)

Evelin Loit –allkirjastatud digitaalselt-- (juhendaja nimi ja allkiri)

21.05.2021 (kuupäev)